Anat. 474 9h

Wundt

Lehrbuch

der

Physiologie des Menschen.

Von

Dr. Wilhelm Wundt,
Professor an der Universität zu Heidelberg.

Zweite völlig umgearbeitete Auflage.

Mit 143 in den Text gedruckten Holzschnitten.

Erlangen,
Verlag von Ferdinand Enke.
1868.

270 D

BIBLIOTHECA
REGIA
MONACENSIS

Das Recht der Uebersetzung wird vorbehalten.

Druck von Junge & Sohn in Erlangen.

Lehrbuch

der

Physiologie des Menschen.

Vorwort.

Der Aufgabe des Lehrbuchs, den Anfänger in die Wissenschaft einzuführen und den Vorgerückteren auf die Hülfsmittel selbständiger Forschung hinzuweisen, sucht auch das vorliegende Werk nach Kräften gerecht zu werden. Bei den vielfachen Umwandlungen, die manche Capitel unseres physiologischen Wissens fortwährend erfahren, und bei dem lückenhaften Zustand, der andere sich nur schwer einer systematischen Darstellung fügen lässt, wird der billige Beurtheiler um so mehr geneigt sein, die Mängel dieses Versuchs zu entschuldigen, als die Grenzen des Lehrbuchs der Kritik nur in ihren Resultaten, kaum andeutungsweise in ihrer Begründung einen Raum gönnen durften. Der Berichterstatter, der eine umfassende Einsicht in seine Acten nicht geben kann, muss aber um so mehr eine treue und unparteiische Darstellung sich zur Pflicht machen. Ich darf wohl versichern, dass ich diese Pflicht nach bestem Wissen zu erfüllen gesucht habe.

Neben dem didaktischen Zweck hat den Verfasser bei seinem Unternehmen die Absicht geleitet, seine systematischen Anschauungen über das physiologische Lehrgebäude im Zusammenhang darzustellen. Dies gilt vorzugsweise für denjenigen Theil des Werkes,

welcher die allgemeine Physiologie behandelt. In ihm wünschte ich die Grundlinien einer organischen Physik anzudeuten, deren Ausbau, wie ich glaube, für die nächsten Jahrzehende eine der wesentlichsten Aufgaben unserer Wissenschaft ist. Der Verfasser gesteht, dass die letztere Absicht ihn hauptsächlich zu seiner Arbeit angeregt hat, und gerne möchte er hoffen, dass dieses selbständigere Interesse auch für den nächsten Zweck des Lehrbuchs nicht ganz ohne Förderung geblieben sei.

Heidelberg, im Februar 1865.

Die zweite Auflage dieses Lehrbuchs hat so wesentliche Umarbeitungen erfahren, dass namentlich die specielle Physiologie hier fast als ein neues Werk erscheint. Ein Theil dieser Veränderungen ist aus der Absicht des Verfassers entsprungen, grössere Präcision und Vollständigkeit der Darstellung anzustreben, ohne doch den früheren Umfang des Buches zu erweitern. Zumeist ist jedoch die Umarbeitung durch die rastlos vorwärts schreitende Wissenschaft bedingt worden, die noch heute kaum in einem Capitel der Physiologie eine Darstellung möglich macht, welche nicht fast im gleichen Moment schon in irgend einer Beziehung überholt wäre. Dieser für die wissenschaftliche Forschung so erfreuliche Umstand ist um so erschwerender für die zusammenfassende Bearbeitung, und nicht selten muss die letztere, auf eine logische Anordnung und Entwicklung ihres Stoffes verzichtend, sich damit begnügen, Reihen von Thatsachen aufzuzählen und ihnen Reihen einander bekämpfender Meinungen gegenüberzustellen. Ein Werk, das ein Bild der Wissenschaft geben will, muss und soll die Spuren auch eines solchen Entwicklungszustandes der letz-

teren an sich tragen; anderseits verlangt es aber die Aufgabe des Lehrbuchs, dass der Inhalt desselben möglichst zu einem organischen Ganzen verarbeitet sei. Möchte es dem Verfasser gelungen sein, zwischen diesen sich widerstrebenden Anforderungen die richtige Mitte zu halten!

Soweit einzelne Abschnitte dieses Werkes physikalische Vorkenntnisse nöthig machen, habe ich mir erlaubt, auf die betreffenden Paragraphen meines „Handbuchs der medicinischen Physik" hinzuweisen. Mehrere erst während des Drucks erschienene wichtige Forschungen sowie einige noch schwebende Streitfragen haben in den „Nachträgen und Zusätzen" Erwähnung gefunden.

Heidelberg, im October 1868.

W. Wundt.

trennen sich tragen; andererseits verlangt es aber die Aufgabe des Lehrbuchs, dass den Inhalt desselben möglichst zu einem organischen Ganzen verarbeitet sei. Möchte es dem Verfasser gelungen sein zwischen diesen sich widerstrebenden Anforderungen die richtige Mitte zu halten.

Soweit einzelne Abschnitte dieses Werkes physikalische Vorkenntnisse nöthig machen, habe ich mir erlaubt, auf die betreffenden Paragraphen meines „Handbuchs der medicinischen Physik“ hinzuweisen. Mehrere erst während des Druckes erschienene wichtige Forschungen sowie einige noch schwebende Streitfragen haben in den „Nachträgen und Zusätzen“ Erwähnung gefunden.

Heidelberg, im October 1868.

W. Wundt.

Inhalt.

Seite

Einleitung.

§. 1. Begriff und Aufgabe der Physiologie 1
§. 2. Methoden und Hülfsmittel der Physiologie 3
§. 3. Eintheilung der Physiologie 5

Allgemeine Physiologie.

I. **Zusammensetzung und Aufbau der Organismen.**

§. 4. Die unorganische Materie und die Organismen . . . 9

1. Physikalische Eigenschaften der Zelle.

§. 5. Allgemeine Formbestandtheile der Zelle 10
§. 6. Die Pflanzenzelle 13
§. 7. Die Thierzelle 15

2. Chemische Zusammensetzung der Zelle.

§. 8. Allgemeine Uebersicht der chemischen Zellenbestandtheile 17
§. 9. Die Eiweisskörper 19
§. 10. Nächste Derivate der Eiweisskörper als Producte der Thierzelle 22
§. 11. Chemische Erzeugnisse der Pflanzenzelle 24
§. 12. Chemische Erzeugnisse der Thierzelle 25
§. 13. Unorganische Bestandtheile der Pflanzen- und Thierzelle 30
§. 14. Vergleichender Rückblick auf die chemische Beschaffenheit der Pflanzen- und Thierzelle 32

3. Aufbau der Gewebe und Organe.

§. 15. Allgemeine Eintheilung der Gewebe und Organe . . 33
§. 16. Die pflanzlichen Gewebe 34
§. 17. Die pflanzlichen Organe 35
§. 18. Die thierischen Gewebe 36
§. 19. Die thierischen Organe 41

Seite

4. Allgemeine Eigenschaften der organischen Gewebe.
§. 20. Aggregatzustand 44
§. 21. Quellungsfähigkeit und specifisches Gewicht . . . 47
§. 22. Cohäsion 49
§. 23. Elasticität 50
§. 24. Optische Eigenschaften 53
§. 25. Elektrische Eigenschaften 57

II. Die Functionen der Elementarorganismen.

1. Der Stoffwechsel der Zelle.
A. Der mechanische Stoffwechsel der Zelle
§. 26. Filtration durch organische Membranen 61
§. 27. Diffusion durch organische Membranen. Endosmotisches Aequivalent 63
§. 28. Die Diffusionsgeschwindigkeit 66
§. 29. Diffusion zwischen Lösungen von verschiedener Concentration und Zusammensetzung 69
§. 30. Diffusion der Colloide 71
§. 31. Elektrische Diffusion 72
§. 32. Einfluss der Membran auf die Endosmose 73
§. 33. Theorie der Endosmose 75
§. 34. Diffusion zwischen Gasen und Flüssigkeiten durch organische Membranen 78
B. Der chemische Stoffwechsel der Zelle.
§. 35. Vergleichung des Stoffwechsels in der Pflanzen- und Thierzelle 79
§. 36. Der Zellenstoffwechsel und die Gährungserscheinungen 87
2. Aeusserungen lebendiger Kräfte.
A. Bewegungserscheinungen an Elementarorganismen.
§. 37. Protoplasmabewegungen 93
§. 38. Flimmerbewegungen 99
§. 39. Muskelbewegungen 101
B. Aeusserungen der Molecularkräfte.
§. 40. Wärme-, Licht- und Elektricitätsentwicklung der Zelle . 102
3. Die Fortpflanzung der Zelle.
§. 41. Formen der Zellengenese 103

III. Die Functionen der zusammengesetzten Organismen.

1 Der Stoffwechsel im Pflanzen- und Thierkörper.
A Die Ernährung der Pflanzen.
§. 42. Die Nahrungsstoffe der Pflanze im Allgemeinen . . . 106
§. 43. Die Nahrungsstoffe der Luft 107

Seite
§. 44. Die Nahrungstoffe des Bodens 110
§. 45. Die Bewegung der Nahrungssäfte in der Pflanze . . . 114
§ 46. Die Pflanze ein Reductionsorganismus 115

B. Die Ernährung der Thiere.

§. 47. Uebergang der durch die Pflanze bereiteten Nahrungsstoffe in den Thierkörper 116
§ 48. Metamorphosen der Nahrungsstoffe im Thierkörper . . 119
§. 49. Das Thier ein Oxydationsorganismus 122
§. 50. Der Kreislauf der Stoffe im Pflanzen- und Thierreich . 122

2. Die Wechselwirkung der Kräfte im Pflanzen- und Thierkörper.

§. 51. Das allgemeine Gesetz der Erhaltung der Kraft . . . 124
§. 52. Anwendung des Gesetzes der Erhaltung der Kraft auf die Organismen. Muskelarbeit und Wärmebildung . 127

3. Die Fortpflanzung der Organismen.

§. 53. Zusammenhang der Fortpflanzungsverrichtungen mit dem individuellen Stoffwechsel 133
§. 54. Arten der Fortpflanzung 137

A. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

§ 55 Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte 138
§. 56. Fortpflanzung durch Sporen 140
§. 57. Generationswechsel und Parthenogenesis 141

B. Die geschlechtliche Fortpflanzung.

§. 58. Die Geschlechtsdifferenz 143
§. 59. Die Geschlechtsproducte 147
§. 60. Befruchtung und Entwicklung 150

C. Hypothesen über die Entstehung der Organismen.

§. 61. Die Urzeugung 151
§. 62. Die Entstehung der Arten 153

Specielle Physiologie.

Erster Abschnitt. Physiologie der Ernährung.

§. 63. Uebersicht des Gegenstandes 161

I. Die Verdauung.

§. 64. Uebersicht und Eintheilung 162

1. Die Nahrung.

§. 65. Nahrungsstoffe und Nahrungsmittel 162
§. 66. Hunger und Durst 169

2. Der Mechanismus der Verdauung.

§ 67. Verarbeitung der Speisen in der Mundhöhle 170
§. 68. Mechanismus des Schluckens 172

Seite
§. 69. Bewegungen des Magens 174
§. 70. Bewegungen der Därme 175

3 Der Chemismus der Verdauung.

A. Verdauung in der Mundhöhle.
§. 71. Structur der Mundhöhle 179
§. 72. Secrete der Mundhöhle 180
§. 73. Innervation der Speicheldrüsen. Theorie der Speichelabsonderung 183
§. 74. Chemische Wirkung der Mundsecrete 187

B. Verdauung im Magen.
§. 75. Structur der Magenschleimhaut 188
§. 76. Secrete des Magens 189
§. 77. Veränderungen der Speisen im Magen 193
§. 78. Chemische Producte der Magenverdauung 195
§. 79. Künstliche Magenverdauung. Theorie der Magenverdauung 197

C. Verdauung im Dünndarm.
§. 80. Structur der secernirenden Organe des Darms . . . 199
§. 81. Der Darmsaft 202
§ 82 Verdauung durch den Darmsaft 203
§. 83. Der Bauchspeichel 204
§. 84. Verdauung durch den Bauchspeichel 206
§. 85. Die Galle 209
§. 86 Verdauung durch die Galle 212

D. Verdauung im Dickdarm.
§. 87. Der Dickdarmsaft und seine Wirkung 213
§. 89. Die Excremente 214
§. 90. Rückblick auf die Verdauung der Nahrungsstoffe . . 216

II. Die Aufsaugung und Blutbereitung.
§. 91. Uebersicht und Eintheilung 217
§. 92. Structur der aufsaugenden Organe des Darmkanals . . 218
§. 93. Bau des Chylus- und Lymphgefässsystems 221

1. Die Aufsaugung.
§. 94. Aufsaugung im Darmkanal 225
§. 95. Aufsaugung des Zuckers 227
§. 96 Aufsaugung der Fette 228
§. 97. Aufsaugung der Eiweisskörper 229
§. 98. Aufsaugung der unorganischen Nahrungsstoffe . . . 230
§. 99. Aufsaugung durch die Lymphgefässe 231

2. Chylus und Lymphe und ihre Bewegung.
§. 100. Chylus und Lymphe 233
§. 101 Menge des Chylus und der Lymphe 238
§. 102. Bildung des Chylus und der Lymphe 240
§. 103. Bewegung des Chylus und der Lymphe 241

Seite

3. Die Blutbereitung.

§. 104. Blutbildung aus Chylus und Lymphe 244

III. **Das Blut und die Blutbewegung.**

§. 105. Uebersicht und Eintheilung 245

1. Das Blut.

§. 106. Physikalische Eigenschaften und Formbestandtheile des Blutes 246
§. 107. Chemische Bestandtheile des Blutplasmas 249
§. 108. Chemische Bestandtheile der Blutkörperchen 252
§. 109. Die Blutgase 257
§. 110. Chemismus der Blutgerinnung 266
§. 111. Das Gesammtblut 269
§. 112. Blutmenge 275

2. Die Blutbewegung.

§. 113. Allgemeine Uebersicht des Blutkreislaufs 276

A. Das Herz und seine Bewegungen.

§. 114. Bau und Lage des Herzens 277
§. 115. Bewegungen des Herzens 280
§. 116. Kraft des Herzens. Blutbewegung im Herzen . . . 283
§. 117. Innervation des Herzens 285

B. Blutbewegung in den Gefässen.

§. 118. Bau und Eigenschaften der Gefässe 294
§. 119. Allgemeine Gesetze der Bewegung von Flüssigkeiten in Röhren 295
§. 120. Bewegung des Blutes unter dem Einfluss der Herzkraft 301
§. 121. Aeussere Förderungen und Widerstände der Blutbewegung 309
§. 122. Innervation der Gefässe 313
§. 123. Geschwindigkeit des Blutstroms 317

3. Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn.

§. 124. Arterielles und venöses Blut 322
§. 125. Veränderungen des Blutes in den Blutgefässdrüsen . 323
§. 126. Stoffwechsel in der Leber 329

IV. **Die Athmung.**

§. 127. Uebersicht und Eintheilung 336

1. Die Lungenathmung.

§. 128. Structur der Athmungsorgane 336
§. 129. Die Athembewegungen 338
§. 130. Athemgrösse und Respirationsdruck 343
§. 131. Abhängigkeit der Athembewegungen vom Nervensystem 346

Seite

§. 132. Ein- und Ausathmungsluft 351
§. 133. Die Ausathmungsluft und die Blutgase. Theorie der Respiration 360

2. Die Hautathmung und der Gesammtgaswechsel.

§. 134. Hautathmung 363
§. 135. Gesammtgaswechsel 365

V. Die Absonderungen.

§. 136. Uebersicht und Eintheilung 367

1. Transsudate.

§. 137. Seröse Transsudate 368

2. Drüsensecrete.

A. Milchabsonderung.

§. 138. Physikalische und chemische Eigenschaften der Milch 369
§. 139. Absonderung der Milch 371

B. Absonderungen der Haut.

§. 140. Schweissabsonderung 372
§. 141. Hauttalgabsonderung 374

C. Harnabsonderung.

§. 142. Structur der Nieren 375
§. 143. Eigenschaften, Bestandtheile und Menge des Harns . 377
§. 144. Absonderung des Harnstoffs 380
§. 145. Absonderung der Harnsäure und der Hippursäure . . 384
§. 146. Absonderung des Wassers und der Salze 387
§. 147. Absonderungsprocess in der Niere 389
§. 148. Ausscheidung des Harns 394

3. Verhältniss der Absonderung zu der aufgenommenen Nahrung.

§. 149. Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben . . . 395
§. 150. Stoffwechsel im Hungerzustand 404
§. 151. Stoffwechsel bei Muskelarbeit 406

VI. Die Wärmebildung.

§. 152. Eigenwärme des Körpers und seiner einzelnen Theile 408
§. 153. Wärmeökonomie des Körpers 411

Zweiter Abschnitt. **Physiologie der Beziehungsverrichtungen.**

§. 154. Uebersicht des Gegenstandes 418

I. Die Functionen der Nervenelemente und Muskelfasern.

§. 155. Uebersicht und Eintheilung 418

1. Die Eigenschaften der Nervenelemente und Muskelfasern im Ruhezustand.

Seite

A. Form- und Mischungsbestandtheile des Nerven- und Muskelgewebes.

§. 156. Formelemente des Nervengewebes 419
§. 157. Formelemente des Muskelgewebes 423
§. 158. Chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz . . 427
§. 159. Chemische Zusammensetzung der Muskelsubstanz . . 428

B. Physikalische Eigenschaften der Nerven und Muskeln.

§. 160. Elasticität und Cohäsion 430
§. 161. Elektrische Eigenschaften 432

2. Die Erscheinungen an den Nerven und Muskeln bei ihrer Thätigkeit.

A. Aeussere Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit.

§. 162. Physiologische Functionen der Nervenelemente und Muskelfasern. Reizungserscheinungen 447
§. 163. Elektrische Reizung 452
§. 164. Mechanische, thermische und chemische Reizung . . . 463
§. 165. Zeitlicher Verlauf und Fortpflanzung der Erregung . 466
§. 166. Veränderungen der Erregbarkeit durch elektrische Ströme 472
§. 167. Veränderungen der Erregbarkeit durch mechanische, thermische und chemische Einwirkungen 481

B. Innere Vorgänge der Nerven- und Muskelthätigkeit.

§. 168. Elektrische Vorgänge 485
§. 169. Thermische Veränderungen der thätigen Muskeln . . 490
§. 170. Elasticitätsveränderungen der Muskeln bei ihrer Zusammenziehung 492
§. 171. Chemismus der Muskelthätigkeit 493

C. Muskelarbeit. Theorie der Nerven- und Muskelkräfte.

§. 172. Arbeit der Muskeln 496
§. 173. Theorie der Nerven- und Muskelkräfte 499

II. Die Sinnesempfindungen.

§. 174. Uebersicht und Eintheilung 502
§. 175. Allgemeine Beziehungen der Sinnesempfindung . . . 503

1. Der Tastsinn, die Bewegungsempfindungen und das Gemeingefühl.

§. 176. Der Tastsinn 510
§. 177. Die Bewegungs- oder Innervationsempfindungen . . 515
§. 178. Das Gemeingefühl 516

2. Der Gesichtssinn.

§. 179. Bau des Auges 517

A. Gang der Lichtstrahlen im Auge.

§. 180. Allgemeine optische Eigenschaften des Auges . . . 523
§. 181. Gestalt und Brechungsvermögen der optischen Medien des Auges 526

Seite

§. 182. Lichtbrechung im Auge 530
§ 183. Die Accomodation und Adaptation des Auges . . . 535
§. 184. Farbenzerstreuung im Auge 547
§. 185. Monochromatische Abweichungen und Irradiation . . 548
§. 186. Die entoptischen Erscheinungen 551

B. Licht- und Farbenempfindungen.

§. 187. Die lichtempfindenden Elemente der Netzhaut . . . 554
§. 188. Mechanische und elektrische Reizung der Netzhaut und des Sehnerven 557
§. 189. Die Empfindung der Farben 559
§. 190. Intensität der Licht- und Farbenempfindung 569
§. 191. Verlauf und Nachwirkungen der Netzhauterregung . 572
§. 192. Die Contrasterscheinungen 577

C. Verarbeitung der Gesichtsempfindungen zu Vorstellungen.

§. 193. Die Augenbewegungen 579
§. 194. Das monoculare Sehfeld 598
§. 195. Der binoculare Sehraum 598
§. 196. Die Tiefenwahrnehmung 608

3. Der Gehörssinn.

§. 197. Bau des Gehörorgans 611
§. 198. Zuleitung des Schalls 614
§. 199. Die Gehörsempfindungen 617
§. 200. Die Gehörsvorstellungen 625

4. Geruchs- und Geschmackssinn.

§. 201. Der Geruchssinn 626
§. 202. Der Geschmackssinn 628

III. **Die Muskelbewegungen.**

§. 203 Uebersicht und Eintheilung 630

1. Die Sceletbewegungen.

§. 204. Allgemeine Gesetze der Sceletbewegungen 630
§. 205. Die Ortsbewegungen des Körpers 636

2. Die Stimmbildung.

§. 206. Bau und akustische Bedeutung des Stimmorgans . . 639
§ 207. Akustische Eigenschaften der menschlichen Stimme. Bedingungen der Stimmbildung 642
§. 208. Die Bildung der Sprachlaute 646

VI. **Die Functionen der Centralorgane.**

§. 209. Aufgabe der Darstellung 649
§. 210. Bau der Centralorgane 650
§. 211. Functionen des Rückenmarks 656
§. 212. Functionen des verlängerten Marks 666
§. 213. Functionen des Gehirns 668
§. 214. Functionen des Sympathicus 677

Seite

Dritter Abschnitt. Physiologie der Zeugung und Entwickelung.

§. 215. Uebersicht des Gegenstandes 681

I. Die Zeugungsverrichtungen.

§. 216. Bau der Zeugungsorgane 682
§. 217. Reifung und Lösung der Geschlechtsproducte . . . 684
§. 218. Begattung und Befruchtung 688
§. 219. Schwangerschaft und Geburt 691

II. Die Functionen des Embryo.

§. 220. Entwickelung des Eies 692
§. 221. Ernährung des Embryo 704
§. 222. Beziehungsverrichtungen des Embryo 706

Nachträge und Zusätze.

Zu §. 73 Innervation der Speicheldrüsen 707
Zu §. 117 u. 122. Innervation des Herzens und der Gefässe . 707
Zu §. 124. Arterielles und venöses Blut 709
Zu §. 131. Abhängigkeit der Athembewegungen vom Nervensystem 709
Zu §. 158. Chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz . 710

Sachregister . 711

Autorenregister . 723

Einleitung.

§. 1. Begriff und Aufgabe der Physiologie.

Die Physiologie ist die Wissenschaft von den Lebenserscheinungen der Organismen. Die Erklärung dieser Erscheinungen ist ihre Aufgabe.

Das nächstgehende Interesse und practische Bedürfnisse haben die physiologische Untersuchung vorzugsweise den Lebenserscheinungen des Menschen zugewandt. Die Physiologie des Menschen muss aber in der allgemeinen oder vergleichenden Physiologie der Organismen ihre Grundlage finden.

Zur Feststellung der wissenschaftlichen Aufgabe der Physiologie ist vor Allem eine vorläufige Begriffsbestimmung der Lebenserscheinungen erforderlich. Wir beobachten nun, dass jeder lebende Organismus sich selbst erhält auf dem Weg der Ernährung, dass er eine gewisse Entwicklung durchläuft und auf einer seiner Entwicklungsstufen zur Fortpflanzung befähigt wird, dass endlich viele Organismen sich aus innerem Antrieb bewegen und aus ihren Bewegungen schliessen lassen auf die Fähigkeit der Empfindung und der psychischen Thätigkeit. Ernährung, Entwicklung und Fortpflanzung, Bewegung, Empfindung und psychische Thätigkeit bezeichnen wir daher als die hauptsächlichsten Lebenserscheinungen.

Der aus der Zergliederung der Lebenserscheinungen entnommene Begriff des Lebens hat, wie die Geschichte der Wissenschaft lehrt, verschiedene Entwicklungsstufen zurückgelegt. So lange man das Leben nur unvollkommen in seinen einzelnen Erscheinungen getrennt hatte, fasste man dasselbe als die Aeusserung einer einzigen Lebenskraft auf. Als dann später die Trennung in die Functionen der Ernährung, Fort-

pflanzung und Entwicklung, Empfindung und Bewegung schärfer ausgeführt wurde, unterschied man auch die Lebenskraft in eine Reihe besonderer Kräfte, man sprach von einer vegetativen Kraft, von einem Bildungs- und Wachsthumstrieb, von einer Sensibilität und Irritabilität. Indem man aber endlich diese Functionen weiter zergliederte, gelangte man zu der Erkenntniss, dass auch sie keineswegs als Aeusserungen einfacher Kräfte aufgefasst werden können, sondern dass sie erst aus einem sehr verwickelten Zusammenwirken von Kräften hervorgehen. In vielen Fällen ist es gelungen den Nachweis zu führen, dass die einfachsten Vorgänge, zu welchen so schliesslich die Analyse führt, mit denjenigen Erscheinungen übereinstimmen, die in der allgemeinen Physik und Chemie ihre Erklärung finden. Man geht daher jetzt in der Physiologie in der Regel von der Voraussetzung aus, dass die Gesetze, die das Leben der Organismen bestimmen, mit den allgemeinen Naturgesetzen zusammenfallen.

Die Annahme einer einheitlichen Lebenskraft entspricht der frühesten Periode der Wissenschaft, in der man die Physiologie wie die ganze Heilkunde auf eine einzige Hypothese zu bauen suchte. Meistens wurde der Lebenskraft ein speciellerer Theil des Körpers als Sitz angewiesen, der alle andern beherrschen sollte. Bald war es das Blut, bald das Nervensystem, bald dieses oder jenes Organ, das man als den Sitz alles Lebens und alles Leidens betrachtete. Die Trennung der Lebenskraft in ihre einzelnen Functionen geschah vorzugsweise seit Albrecht von Haller, in dessen Lehre von der Sensibilität und Irritabilität jene Trennung speciell in Bezug auf die Verrichtungen der Empfindung und der Beweguug durchgeführt war. Der neueste Wendepunkt wird endlich durch den Namen Johannes Müller's bezeichnet, der zuerst die Physiologie eine Physik der Organismen nannte und derselben dadurch in der allgemeinen Naturlehre ihre richtige Stelle anwies. Die vitalistische Hypothese hat noch gegenwärtig ihre Vertreter in der Wissenschaft. In ihrer heutigen Gestalt nimmt aber diese Hypothese keine Lebenskraft im Sinne der Alten mehr an, sondern sie hat sich von allen den Anschauungen, die seither in der Physiologie massgebend gewesen sind, etwas angeeignet. Sie glaubt zunächst die einheitlichen Leistungen des Individuums auf eine einheitliche Lebenskraft zurückführen zu müssen, sie sieht sodann in den Hauptleistungen desselben Aeusserungen besonderer Triebe, und sie erkennt endlich an, dass vielfach physikalische und chemische Kräfte sich in den physiologischen Processen wirksam erweisen. Ihre Begründung sucht diese vitalistische Hypothese darin, dass sich viele Vorgänge im Organismus, namentlich die Zeugungs- und Entwicklungsvorgänge, bis jetzt nicht aus bekannten physikalischen und chemischen Gesetzen erklären lassen. Hierauf erwiedert die entgegengesetzte Anschauung, die man als die physikalische Hypothese zu bezeichnen pflegt, dass die Annahme, die verwickelten Erscheinungen der Organismen seien auflösbar in elementare Processe, welche mit den Gesetzen der unorganischen Physik übereinstimmen, bis jetzt überall, wo die Untersuchung tiefer eindringen konnte, sich bestätigt hat, und dass daher auch nach einem in allen Wissenschaften gültigen Grundsatze jene Annahme als Postulat jeder weiteren Untersuchung aufgesellt werden darf.

§. 2. Methoden und Hülfsmittel der Physiologie.

Indem die Physiologie aus den Erscheinungen des Lebens die Gesetze desselben zu entwickeln sucht, benützt sie, wie jede erklärende Naturwissenschaft, zwei Hülfsmittel der Untersuchung: die Beobachtung und das Experiment.

Mit der Beobachtung beginnt jede Naturwissenschaft, aber da die Erscheinungen selten so einfach sind, dass die blosse Beobachtung zu ihrer vollständigen Zergliederung genügt, so kann auch die Beobachtung allein fast niemals zur Feststellung der Gesetze der Erscheinungen gelangen. Dies gilt in ganz besonderem Grade von der Physiologie, welche es vielleicht mit den verwickeltsten Naturerscheinungen, die es überhaupt giebt, zu thun hat. Trotzdem existiren gerade in ihr noch einzelne Theile, wie z. B. die Capitel über die Fortpflanzung und Entwicklung der Organismen, in denen man bis jetzt vollständig auf die Beobachtung beschränkt geblieben ist.

Um diesen Nachtheil einigermassen auszugleichen, muss die physiologische Untersuchung namentlich in den dem Experimente unzugänglichen Gebieten den Beobachtungsmethoden die möglichste Ausbildung geben. Dies geschieht theils durch Schärfung der Hülfsmittel, theils durch Ausdehnung der Beobachtungen auf eine grosse Zahl von Organismen. In ersterer Beziehung hat das Mikroskop, in letzterer die vergleichende Anatomie für die Physiologie die grösste Bedeutung gewonnen.

Das Experiment setzt sich die Aufgabe, die Ursachen der Erscheinungen zu ermitteln und die Gesetze festzustellen, nach welchen diese Ursachen wirken. Die experimentelle Methode löst diese Aufgabe, indem sie nach einander die sämmtlichen Bedingungen verändert, von welchen eine Erscheinung abhängig sein kann. In derjenigen Bedingung, deren Veränderung die Erscheinung selber verändert, erkennt sie eine Ursache der letztern. Das Gesetz aber, nach welchem eine Ursache wirkt, ermittelt die experimentelle Methode, indem sie in einem bestimmten Maasse die verursachende Erscheinung ändert und dann den Grad der Veränderung misst, den hierdurch die verursachte Erscheinung erfährt.

Es ist hieraus leicht ersichtlich, dass die erfolgreiche Anwendung der experimentellen Methode um so schwieriger ist, je verwickelter, d. h. von einer je grösseren Zahl von Ursachen abhängig die Erscheinungen sind, mit denen man es zu thun hat. Jeder experimentelle Eingriff kann dann leicht auf mehrere Bedingungen verändernd wirken und so das Resultat trüben. Die Trennung der Ursachen und die ihr entsprechende Trennung der complicirten Erscheinung in die einfacheren Vorgänge, die sie zusammensetzen, hat daher oft mit den grössten Schwierigkeiten zu kämpfen. Die Auffindung der Ursachen ist als die qua-

litative, die Auffindung der Gesetze, nach welchen die Ursachen wirken, als die quantitative Aufgabe der experimentellen Untersuchung zu bezeichnen. Das volle Verständniss der Processe kann immer erst durch die Erledigung der letzteren Aufgabe gewonnen werden.

Das physiologische Experiment hat zwei Hauptrichtungen. Es kann sich erstens die Aufgabe stellen, die Bedingungen zu erforschen, von welchen die complicirten Leistungen abhängig sind, die wir am lebenden Organismus beobachten; dies geschieht durch die Vivisection, unter welcher man jede willkürliche Veränderung, Störung oder Aufhebung der Function eines Organs oder Organtheils am lebenden Organismus versteht.

Das physiologische Experiment kann sich zweitens die Aufgabe setzen, die einfachen Processe zu studiren, durch deren Zusammenwirken erst die complicirten Leistungen des Organismus entstehen. Da jene einfachen Processe immer physikalische oder chemische Vorgänge sind, so ist es das physikalische und chemische Experiment, das hier als Hülfsmittel dient.

Naturgemäss muss die experimentelle Untersuchung in der Physiologie immer mit der Vivisection beginnen. Diese hat zunächst festzustellen, ob ein bestimmtes Organ oder Gewebe eine bestimmte Leistung ausführt. Ist dies ermittelt, so hat dann das physikalische und chemische Experiment die Leistung näher zu zergliedern, indem es das functionirende Organ oder Gewebe auf die physikalischen und chemischen Vorgänge, die in ihm thätig sind, untersucht und dann wo möglich auch ausserhalb des Organismus die gleichen Bedingungen herzustellen und aus ihnen die gleichen Erscheinungen zu erzeugen sucht.

Einige Beispiele mögen das gegenseitige Verhältniss dieser experimentellen Methoden näher erläutern. Es handle sich darum zu entscheiden, ob ein gewisser Nerv Empfindungs- oder Bewegungsnerv ist. Der Experimentator wird den Nerven mechanisch oder elektrisch reizen, er wird ihn durchschneiden, er wird dann beobachten, ob im ersten Fall das Thier Schmerz äussert oder ob einzelne Muskeln in Zuckung gerathen, und ob im zweiten Fall eine Empfindungs- oder Bewegungslähmung eintritt. Wurde so durch die Vivisection z. B. ermittelt, dass der Nerv ausschliesslich der Bewegungsnerv eines bestimmten Muskels ist, so ist aber damit noch nicht dargethan, warum der Nerv den Muskel zur Contraction erregen und der Muskel in Contraction gerathen kann. Um diese Frage zu beantworten, bedarf es der Untersuchung der physikalischen Processe in dem Nerven und in der Muskelsubstanz, welche jene Function möglich machen. Hier ist man also von der Vivisection auf das physikalische Experiment verwiesen. Es handle sich in einem andern Fall um die Frage, ob der Magen genossene Eiweisssubstanzen verdaut: der Experimentator wird ein Thier mit solchen Substanzen füttern, es nach einiger Zeit seciren und nachforschen, ob jene schon im Magen in verdautem Zustand vorhanden sind. Hat sich dies durch die Vivisection bestätigt, und will er nun weiterhin ermitteln, wodurch der Magen seine verdauende Kraft empfängt, so wird er zunächst das Secret des Magens chemisch

analysiren und dann die Bestandtheile, die er vorfindet, einzeln auf ihre verdauende Kraft gegen Eiweiss prüfen. Hier führt also die Vivisection zu dem chemischen Experiment über. Nachdem das letztere mit den vom Organismus gelieferten Secreten gelungen ist, wird der Physiologe dasselbe mit Flüssigkeiten versuchen, die er jenen Secreten nachgebildet hat: er wird also ausserhalb des Organismus aus den gleichen Bedingungen die gleichen Erscheinungen erzeugen. Die künstliche Nachbildung der Naturerscheinungen ist das letzte Ziel der experimentellen Methode.

Eine ähnliche Bedeutung wie die Vivisection hat die pathologische Beobachtung, die, obgleich Beobachtung, häufig dem Experiment gleichwerthig ist. Während die Vivisection absichtlich die Functionen stört oder aufhebt, benützt die pathologische Beobachtung Störungen und Unterbrechungen der Function, die sich zufällig, durch Erkrankung der Organe, ihr darbieten. Die pathologische Beobachtung ist aber dadurch der Vivisection gegenüber im Nachtheil, dass sie meistens in umgekehrter Reihenfolge die Untersuchung anstellen muss, da ihr während des Lebens oft nur die Functionsstörung bekannt ist, sie die organischen Veränderungen, welche dieselbe bedingen, aber erst nach dem Tode auffinden kann. Die pathologische Beobachtung ersetzt die Vivisection namentlich überall da, wo es sich um die Untersuchung des menschlichen Organismus handelt.

Die Vivisection und das physikalisch-chemische Experiment haben sich in der Physiologie nicht immer friedlich vertragen. Beide sind oft einseitig cultivirt worden, und die Vivisectoren haben dann ebenso wie die Vertreter des physikalischen oder chemischen Experimentes ihre Methode als die einzig richtige gepriesen. In der That muss nun die experimentelle Methode in jedem Gebiete der Physiologie mit der Vivisection den Anfang machen, in jedem aber führt ebenso sicher die Vivisection zu dem physikalischen oder chemischen Experimente über. Beide ergänzen sich und streng genommen kann von verschiedenen Methoden überhaupt nicht die Rede sein, sondern es giebt nur eine einzige experimentelle Methode, die aber je nach der Stufe der Untersuchung verschiedene Hülfsmittel nöthig macht.

§. 3. Eintheilung der Physiologie.

Die Physiologie kann die Eintheilung ihres Gegenstandes entweder nach der Gleichartigkeit der elementaren Vorgänge ausführen, oder sie kann die Leistungen des Organismus nach der Gleichartigkeit ihrer Zwecke zusammenstellen.

Die Betrachtung der elementaren Vorgänge in den Organismen hat zunächst die allen Organismen gemeinsamen Eigenschaften und Functionen darzulegen und hieraus die wesentlichsten Unterschiedsmerkmale der belebten von den unbelebten Wesen zu entwickeln. Sie hat sodann zu untersuchen, inwiefern jene elementaren Vorgänge in den verschiedenen Organismen sich verändern und hieraus die manchfachen Unterschiede zu erklären, die innerhalb der organischen Welt selber sich vorfinden. Da somit diese Betrachtung der elementaren Vorgänge die Ermittelung der allgemeinen Lebensfunctionen und der durch dieselben er-

zeugten Wechselwirkungen der organischen Wesen zu ihrem Ziel hat, so bezeichnen wir dieselbe als die allgemeine Physiologie.

Die Betrachtung der Zwecke, die in den Leistungen der Organismen sich kundgeben, muss solche Zwecke unterscheiden, die allen Organismen gemeinsam sind, und solche, die nur einem Theil der Organismen in ausgedehnterem Maasse zukommen. Die ersteren sind: die Erhaltung des individuellen Organismus durch die Ernährung und die Erhaltung der Generation durch die Vorgänge der Zeugung und Entwicklung. Die letzteren sind: die besonderen Zwecke der Empfindung, der Bewegung und der an diese beiden sich anschliessenden psychischen Functionen. Da der Organismus durch die letzteren Verrichtungen hauptsächlich mit der Aussenwelt in Beziehung tritt, so lassen sie sich unter dem gemeinsamen Namen der Beziehungsverrichtungen zusammenfassen. Die Ernährungsverrichtungen und die Beziehungsverrichtungen kann man, weil bei ihnen das Individuum Object der Untersuchung bleibt, als Physiologie des Individuums bezeichnen und dieser die Betrachtung der Zeugungs- und Entwicklungsvorgänge als Physiologie der Generation gegenüberstellen. Die Physiologie der Ernährung und der Generation nennt man auch, da diese Functionen dem Thiere mit der Pflanze gemeinsam sind, Physiologie der vegetativen Functionen, die Physiologie der Beziehungsverrichtungen dagegen, weil diese Functionen dem Thierreich eigenthümlich sind, Physiologie der animalischen Functionen. Da die Betrachtung der Lebenserscheinungen nach ihren Zwecken unmittelbar zur Zergliederung der speciellen Functionen des einzelnen Organismus führt, so bezeichnen wir dieselbe als die specielle Physiologie, und wir gehen in ihr vorzugsweise von der Untersuchung des menschlichen Organismus aus.

Der Stoff, den wir abzuhandeln haben, zerfällt sonach in folgende Abtheilungen:

1) in die allgemeine Physiologie, die sich mit der Ermittelung der allgemeinen Lebensfunctionen und der durch dieselben erzeugten Wechselwirkungen der organischen Wesen beschäftigt, und
2) in die specielle Physiologie, die von den einzelnen Lebensverrichtungen des menschlichen Organismus zu handeln hat, und zwar:

 erstens von der Ernährung,
 zweitens von den Beziehungsverrichtungen,
 drittens von der Zeugung und Entwicklung.

Allgemeine Physiologie.

I. Zusammensetzung und Aufbau der Organismen.

§. 4. Die unorganische Materie und die Organismen.

Jeder Organismus kann in letzte Elemente zergliedert werden, die in ihrer Beschaffenheit und nächsten Zusammenfügung nicht verschieden sind von den Elementen, aus denen alle Materie besteht. Die physikalischen Eigenschaften der Organismen zwingen uns zu der Annahme, dass sie, wie alle Körper, aus Atomen zusammengesetzt sind, d. h. aus kleinsten Massentheilchen, die nicht mehr weiter zerlegt werden können, und die, dem Gesetz der allgemeinen Massenanziehung folgend, sowohl Schwere besitzen als auch gegenseitig Anziehungskräfte auf einander ausüben. Wir nehmen ferner an, dass in den organisirten Körpern, wie in allen andern, zwischen den Atomen eine Materie von unmerklichem Gewichte sich befindet, der Aether, der ebenfalls in discrete Theilchen zerfällt, welche von den wägbaren Atomen angezogen werden, sich gegenseitig aber abstossen. Indem die atomistische Hypothese die Grundeigenschaften aller Körper erklärt, erklärt sie auch die Eigenschaften der Organismen, insofern dieselben physische Körper sind und als solche Schwere, Cohäsion, Farbe, Wärme u. s. w. besitzen.

Die chemische Analyse zeigt, dass die einfachen Stoffe, aus denen die Organismen bestehen, sich überall verbreitet in der Natur finden, und dass kein einziger derselben den Organismen ausschliesslich eigen ist. Die chemischen Elemente, die den Thier- und Pflanzenkörper hauptsächlich zusammensetzen, sind: Sauerstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Kohlenstoff, Schwefel, Phosphor, Chlor, Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen; inconstanter und nur in einzelnen Organismen einige andere Elemente, wie Jod, Fluor, Lithium, Silicium, Mangan, Kupfer, u. s. w.

Indem man die physikalische Hypothese über die Constitution der

Körper mit dem Resultat der chemischen Zergliederung verbindet, nimmt man an, dass die chemische Beschaffenheit der Körper auf der qualitativen Beschaffenheit der Atome beruht, während ihre physikalischen Eigenschaften in den räumlichen Verhältnissen der Atome, also in ihrer Distanz, in ihren Bewegungen und in den Bewegungen des zwischenliegenden Aethers, begründet sind.

Das charakteristische Unterscheidungsmerkmal der organisirten Körper liegt nicht in dem Stoff, aus welchem sie aufgebaut werden, sondern in der Anordnung und Gruppirung der Stofftheilchen. Die Zergliederung der Organismen weist nach, dass in ihnen grössere Gruppen von Atomen sich vereinigt haben, um zusammengesetzte Elemente zu bilden. Diese zusammengesetzten Elemente, welche den Organismen ausschliesslich eigen sind, und welche mit bewaffnetem Auge stets wahrgenommen werden können, also die niemals sichtbaren Atome jedenfalls an Grösse weit übertreffen, sind die Zellen oder Elementarorganismen. Den Namen Zellen tragen sie wegen ihrer Structur, indem die meisten dieser Gebilde eine festere Begrenzungshaut besitzen, die den weicheren Inhalt umschliesst; der Name Elementarorganismen ist ihnen wegen ihrer Function beigelegt worden, da in ihnen die wesentlichen Verrichtungen der zusammengesetzten Organismen sich vorgebildet finden.

Wie wir uns die physikalischen Eigenschaften der Körper durch ihren Aufbau aus Atomen erklären, so giebt uns der Aufbau der Organismen aus Zellen Rechenschaft über deren physiologische Eigenschaften. Die Zelle ernährt sich, entwickelt sich, pflanzt sich fort, und der Inhalt vieler Zellen ist fähig zu empfinden und sich zu bewegen. So finden sich die wesentlichen Leistungen des Organismus vorgebildet in den Leistungen der Zelle. Die Befähigung zu diesen Leistungen empfängt die Zelle theils durch ihren physikalischen Bau, theils durch ihre besondere chemische Zusammensetzung.

1. Physikalische Eigenschaften der Zelle.

§. 5. Allgemeine Formbestandtheile der Zelle.

Die Zelle ist ursprünglich in allen Organismen von wesentlich gleicher Formbeschaffenheit. Sie ist ein sphärischer Körper aus weicher Substanz, dessen feste Bestandtheile innig von Flüssigkeit durchtränkt sind. Gewöhnlich besitzt die Zelle nicht in allen ihren Theilen eine gleiche Consistenz. Meistens zerfällt sie hierdurch in drei, durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen deutlich geschiedene Theile: in eine festere Begrenzungshaut, die Membran der Zelle, in einen weicheren Inhalt und in einen Kern, der selbst wieder aus einer

Membran und aus einem zähflüssigen Inhalt zu bestehen pflegt. (Figur 1, Schema einer Zelle.)

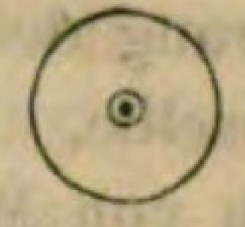


Fig. 1.

Die *Grösse* der Zellen variirt ausserordentlich. Während die kleinsten Zellen kaum $^1/_{500}$ Linie erreichen, also schon bedeutender Vergrösserung bedürfen, um mit dem Mikroskop entdeckt zu werden, geht die Grösse anderer Zellen bis über $^1/_{10}{}'''$ und erreicht somit die Grenze der Sichtbarkeit mit blossem Auge.

Die *Membran* ist ein Bestandtheil fast aller ausgebildeten Zellen. Dagegen fehlt sie häufig den früheren Entwicklungsstadien sowohl der Pflanzen- als der Thierzelle. Bei der ersten Bildung der Zelle kann sogar niemals eine Begrenzungshaut deutlich von dem Inhalte unterschieden werden. Man darf desshalb vermuthen, dass die Membran immer erst durch eine Verdichtung der äussersten Schichte des Inhalts entsteht.

Ein wesentlicherer Bestandtheil ist der *Kern*. Er fehlt gerade den ersten Entwicklungsstadien der Zelle fast niemals. Später verschwindet er häufig. Im Innern des Kerns lässt sich oft noch ein kleinerer Kern unterscheiden, der als *Kernkörperchen* bezeichnet wird.

Der *Inhalt* der Zelle, der meistens für die Function wichtigste Theil derselben, besteht ursprünglich aus einer weichen, zähflüssigen Substanz, dem *Protoplasma*. Dasselbe stellt in der Regel eine durchsichtige Masse dar, in welcher zahlreiche Körnchen suspendirt sind, und welche wahrscheinlich in allen jugendlichen Pflanzen- und Thierzellen die Eigenschaft der *Contractilität* besitzt. In der alternden Zelle nimmt die Menge der durchtränkenden Flüssigkeit meistens ab, die Zellen werden dann fester, ja sie vertrocknen zuweilen; in manchen Pflanzenzellen bilden sich Hohlräume, in denen sich Flüssigkeit ansammelt. Oft ist diese Veränderung der physikalischen Beschaffenheit des Zelleninhaltes mit einem sichtbaren Zerfallen desselben in verschiedene Bestandtheile verbunden: es scheiden sich in ihm kleinere oder grössere Körner, Farbstoffklümpchen, Stärkekörner, Fetttröpfchen, aus, oder er zerfällt, wie in der Muskelsubstanz, in regelmässig angeordnete kleinere Elemente.

Obgleich die Physiologen über die aufgeführten Hauptbestandtheile der Zelle im Allgemeinen einig sind, so existiren doch noch über das constante Vorkommen einiger dieser Bestandtheile, nämlich der Membran und des Kerns, abweichende Ansichten. Bei den Pflanzenzellen ist es durch die Forschungen *Hugo von Mohl's* längst erwiesen, dass im frühesten Zustand der Zelle bloss Kern und Protoplasma vorhanden sind, und dass dann um das letztere eine Membran sich bildet. In der Physiologie der Thiere ist man dagegen lange bei der von *Schwann*, dem Begründer der animalischen Zellentheorie, aufgestellten Doctrin stehen geblieben, dass Kern und Membran die primitiven Theile der Zelle seien, zwischen welchen dann erst ein flüssiger Inhalt sich ablagere. Sogar nachdem die Beobachtung die Wichtigkeit, die der Zelleninhalt von Anfang an besitzt,

nachgewiesen hatte, blieb man doch noch bei der Meinung, mit der ersten Sonderung des Inhalts einer jungen Zelle bilde sich auch sogleich eine Membran um dieselbe. Erst neuerdings ist diese Lehre erschüttert worden. Es wurde namentlich von Max Schultze und von Brücke darauf hingewiesen, dass die Zellen, in welche der Bildungsdotter zerfällt, die sogenannten Furchungskugeln, wie von Vielen schon längst anerkannt war, niemals eine nachweisbare Begrenzungshaut besitzen, und dass diese überhaupt nicht nur allen Zellen in ihrer frühesten Entwicklung, sondern oft auch in einem späteren Zustande noch fehlt. Von Brücke wurde ferner hervorgehoben, dass der Zelleninhalt in der Regel nicht eine flüssige Consistenz besitzt, wie man früher angenommen hatte, sondern dass er offenbar aus einer relativ festen, innig von Flüssigkeit durchtränkten Masse gebildet ist. Diese Inhaltsmasse scheint, wie aus den Veränderungen, welche jugendliche Zellen bei der Berührung mit Salzlösungen erfahren, hervorgeht, mit der Membran der Zelle durch Balken, die sich von der Membran aus in das Innere erstrecken, in Verbindung zu stehen. Die Membran ist hiernach wahrscheinlich nur die äussere Begrenzungsschichte eines festeren Gerüstes, in dessen Maschen sich der flüssigere Inhalt der Zelle befindet*). Es lässt sich nicht verkennen, dass diese Ansicht über die Elementarstructur der Zelle eine seither vermisste Einheit in die Anschauungen über den Aufbau der verschiedenen thierischen Organismen bringt. Bei den niedersten Thieren, den Infusorien, Rhizopoden, Polypen und Quallen, lässt sich keine zellige Structur der Leibessubstanz nachweisen. Man nahm deshalb früher an, der Körper dieser Thiere bestehe bloss aus einer formlosen Masse, die nach dem Vorgang von Dujardin als Sarkode bezeichnet wurde. Der Aufbau dieser Organismen wurde demnach als verschieden von dem der höheren Thiere und der Pflanzen betrachtet. Nun nehmen aber alle jene Geschöpfe, denen man einen Sarkodeleib zuschreibt, aus Keimen ihren Ursprung, die den Keimen der Zellenorganismen völlig analog sich verhalten. Ebenso entspricht ihre Entwicklung aus dem Keime durchaus der Entwicklung der höheren Thiere. Der wesentliche Unterschied ihrer Organisation wäre hiernach dieser, dass bei ihnen die Bildungszellen nicht die Neigung besitzen in ihren äussersten Schichten zu erhärten und feste, begrenzende Membranen zu bilden, sondern dass im Gegentheil in einem sehr frühen Stadium schon, eben wegen dieses Mangels jeder Begrenzung, die Zellen mit einander verschmelzen. Man kann daher mit Häckel die sogenannte Sarkode einfach als freies Protoplasma bezeichnen **).

Auch über die Bedeutung des Kerns der Zelle haben sich abweichende Ansichten geltend gemacht. Während man früher denselben für den festen Mittelpunkt hielt, um den die übrigen Zellenbestandtheile gleichsam ankrystallisirten, und der daher niemals fehlen dürfe, hat die Beobachtung der Kryptogamen gelehrt, dass hier zuweilen selbst in der frühesten Bildungsperiode der Zelle der Kern vermisst wird. Man kann daher auch den Kern nicht mehr als einen wesentlichen und nothwendigen Bestandtheil aller Zellen betrachten. Dazu kommt,

*) M. Schultze, Archiv für Anatomie u. Physiologie, 1861. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 44, 2. 1861, und Bd. 45, 1862. Als Vertheidiger der Zellentheorie in ihrer früheren Form ist gegen diese Ansichten vorzugsweise Reichert aufgetreten, Archiv f. Anatomie u. Phys. 1863.

**) Häckel, die Radiolarien. Berlin 1862.

dass in vielen Zellen, z. B. in den Blutkörperchen der Krebse und anderer Wirbellosen, der Kern nicht scharf von dem Zelleninhalt getrennt werden kann, sondern nur als das verdichtete Centrum eines nach innen allmälig fester werdenden Protoplasmas erscheint. Dies ist das Ansehen des Kernes vorzugsweise in solchen Zellen, deren Protoplasma nicht nach aussen zu einer Membran sich verdichtet. Vielleicht darf man hiernach den Kern wie die Membran als Metamorphosen des Protoplasmas betrachten. Der Kern, die centrale Verdichtung des Protoplasmas, tritt früher auf als die peripherische Verdichtung, die Membran. Wo die letztere ganz ausbleibt, scheint dann dafür eine Neigung zu existiren, auf den Kern weitere Verdichtungsschichten aufzulagern. Immerhin ist jedoch im Auge zu behalten, dass der Kern ein weit regelmässigerer Bestandtheil der Zelle ist, als die Membran, und dass er auch, nach vielen Beobachtungen zu schliessen, wahrscheinlich für die Function der Zelle eine grössere Bedeutung hat, da insbesondere die Fortpflanzungserscheinungen fast immer zuerst an Veränderungen, Theilungen, Sprossenbildungen des Kerns sich kundzugeben pflegen. Ob dagegen das Kernkörperchen irgend eine Wichtigkeit besitzt, scheint fraglich zu sein, da es weder ein constanter Bestandtheil ist, noch eine Beziehung desselben zu den Functionen der Zelle sich nachweisen lässt.

Die Ausscheidungen von Membran und Kern beruhen nicht bloss auf Veränderungen der Dichtigkeit des peripherischen und centralen Theiles des Protoplasmas, oder sie sind wenigstens nur im Anfang als solche rein physikalische Metamorphosen zu betrachten; später kommen dazu aber immer chemische Veränderungen. Ueber die letzteren siehe §. 8.

§. 6. Die Pflanzenzelle.

In ihrer ersten Bildungszeit stimmen die Pflanzenzelle und die Thierzelle morphologisch vollkommen überein. Das Protoplasma und ein mehr oder weniger centraler Kern sind die Bestandtheile beider. Während die inneren Theile des Protoplasmas Körnchen in grosser Zahl suspendirt enthalten, ist die äusserste Schichte desselben von einer homogenen Beschaffenheit. Diese äusserste Schichte erhält in den meisten Fällen bald eine grössere Consistenz und bildet dann die Membran der Pflanzen- und Thierzelle.

Die Unterschiede zwischen Pflanzen- und Thierzelle entwickeln sich erst durch die weiteren Metamorphosen, welche beide erfahren.

Die Membran der Pflanzenzelle wird in der frühesten Zeit, in welcher sie bloss die äusserste verdichtete Schichte des Protoplasmas darstellt, als Primordialschlauch bezeichnet. Bald erfährt aber dieser Primordialschlauch eine wichtige chemische Umwandlung, in Folge deren er in die eigentliche Cellulosehaut der Pflanzenzelle übergeht. Die Cellulosehaut ist ursprünglich dünn, durchsichtig und farblos. Später verdickt sie sich, indem sich auf ihrer innern Wand neue Celluloseschichten ablagern. Diese Ablagerung geschieht periodisch, und die verdickte Zellenwandung ist daher nicht mehr homogen, sondern es lassen an ihr deutlich die einzelnen Schichten sich unter-

scheiden. In den aufgelagerten Schichten geht dann noch die weitere Veränderung vor, dass sich in ihnen hinter einander gelegene Löcher, in der ganzen Zellenwandung also Kanäle bilden, die frei in die Zellenhöhle münden, an der Oberfläche der Zelle aber durch die erste Cellulosehaut geschlossen bleiben. Dadurch erhält die Oberfläche der Zelle ein punktirtes Aussehen. Man bezeichnet diese Punkte als Tüpfel und die ihnen entsprechenden Kanäle als Tüpfelkanäle.



Fig. 2.



Fig. 3.

In Fig. 2 ist eine jugendliche Pflanzenzelle mit durch Alkohol zur Gerinnung gebrachtem Protoplasma dargestellt. Die Fig. 3 zeigt eine ausgebildete Zelle mit Verdickungsschichten und Tüpfelkanälen.

Sehr häufig zerfallen auch die secundären Membranen entweder unregelmässiger oder nach bestimmmten Spaltungsrichtungen, und indem dann die Zelle wächst, ohne dass die aufgelagerte Membran mitwächst, wird sie bald zu einem spiraligen Band auseinandergezogen, bald in einzelne kreisförmige Bänder getrennt, bald zu einem unregelmässigen Netzwerk auseinandergetrieben.

Veränderungen der Gestalt erfahren die Zellen des Pflanzengewebes theils durch ihr Wachsthum theils durch ihre Aneinanderlagerung. Viele Zellen wachsen vorzugsweise in die Länge und erhalten dadurch spindel- oder cylinderförmige Gestalten. Andere Zellen wachsen nach allen Richtungen ziemlich gleichmässig und bekommen so durch den gegenseitigen Druck, den sie auf einander ausüben, polyedrische Formen. Bei der Aneinanderlagerung der Zellen erhalten stets die Tüpfelkanäle eine correspondirende Lage, so dass die Tüpfel je zweier Zellen an einander stossen. In seltenen Fällen tritt es auch ein, dass die Membran, da wo sie den Tüpfel überzieht, gänzlich resorbirt wird. Der Tüpfel wird dann zur offenen Pore, und der Tüpfelkanal zum Porenkanal, welcher unmittelbar, ohne zwischenliegende Scheidewand, aus dem Innern der einen Zelle in das Innere der andern führt.

Der Inhalt der jungen Pflanzenzelle, das Protoplasma, nimmt nicht so rasch an Masse zu, als die Zelle wächst. Es entstehen daher Lücken im Protoplasma, in welchen der wässerige Zellsaft sich anhäuft. Dieser enthält die löslichen Pflanzenbestandtheile. Im Zellsafte schwimmend oder an der Zellwandung adhärirend findet man die in

Wasser nicht löslichen Bestandtheile, namentlich den grünen Farbstoff (Blattgrün, Chlorophyll) und Körnchen von Stärkmehl (Amylum), ebenso Tropfen der mit Wasser nicht mischbaren fetten Oele. Allmälig wird das Protoplasma durch den Zellsaft und die in ihm sich ablagernden festen und fetten Stoffe gänzlich verdrängt.

Das Protoplasma bleibt während dieser Verdrängung gewöhnlich am längsten als zusammenhängende Schichte an der Wand der Zelle angehäuft. Von dieser Wandschichte aus setzen sich dann Balken von Protoplasma in das Innere der Zelle fort und umschliessen hier die Lücken des Zellsaftes. In einem der centraleren Ströme des Protoplasmas befindet sich gewöhnlich auch noch der Kern, der aber mit der Vergrösserung der Zelle kleiner wird und meistens zuletzt mit dem Protoplasma verschwindet.

Die Lehre von der Structur der Pflanzenzelle verdankt ihre Begründung hauptsächlich den Arbeiten Hugo von Mohl's, der zuerst auf die Bedeutung des Protoplasmas hinwies, den Primordialschlauch entdeckte und den Bau der Cellulosewandung näher ermittelte. Mohl hielt jedoch den Primordialschlauch noch für eine besondere, von der ersten Cellulosehaut verschiedene Membran. Erst Pringsheim wies nach, dass der Primordialschlauch nur die äusserste verdichtete Schichte des Protoplasmas ist, und dass er selbst später in die erste Cellulosehaut übergeht*).

§. 7. Die Thierzelle.

Die Thierzelle unterscheidet sich in ihrer Weiterentwicklung von der Pflanzenzelle wesentlich dadurch, dass in ihr die sämmtlichen primitiven Zellenbestandtheile ihrer ersten Bildungsstufe näher bleiben. Fig. 4 stellt eine thierische Zelle in jugendlichem Zustande mit Membran, Kern, Kernkörperchen und einem von Körnchen erfüllten, sonst aber homogenen Inhalte dar. Wo überhaupt eine festere Membran als Umschliessung des Zelleninhaltes sich ausscheidet, da bleibt dieselbe dem Inhalt, dem Protoplasma, morphologisch wie chemisch verwandter, sie kann fortan als die äusserste erhärtete Schichte des Protoplasmas betrachtet werden. Das Protoplasma verschwindet gewöhnlich nicht, wie in der Pflanzenzelle, um sichtlich der Ablagerung des Zellsaftes und anderer Stoffe Platz zu machen, sondern es erfährt nur sehr allmälige Umwandlungen, die meistens morphologisch gar nicht merkbar und chemisch so unbedeutend sind, dass ein dem Protoplasma

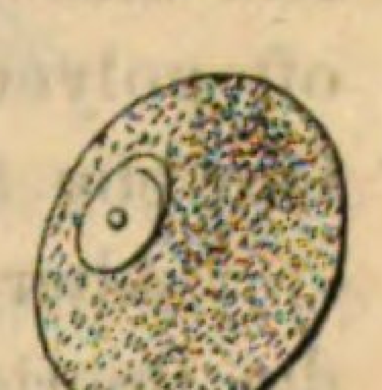


Fig. 4.

*) Hugo v. Mohl, die vegetabilische Zelle, im Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 4. Pringsheim, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzellen. Berlin 1854. Hofmeister, physiologische Botanik, Bd. 1, Abth. 1.

sehr verwandter Stoff als Zelleninhalt zurückzubleiben pflegt. Endlich persistirt auch der Kern fast in jeder thierischen Zelle so lange, als überhaupt die Zelle bestehen bleibt.

Von der angeführten Regel, dass die Thierzelle sich weniger von ihrem primitiven Zustand entfernt, kommen einige Ausnahmen vor, wo sie sich in ihrem Verhalten mehr der Pflanzenzelle nähert. So erzeugt die Membran der Zellen des Knorpels Verdickungsschichten, die aber nicht auf der inneren, sondern auf der äusseren Fläche der primären Membran sich ablagern, und von denen diese Membran als ein dünnes Häutchen getrennt werden kann; jene Verdickungsschichten verschmelzen innig mit einander und bilden die so genannte Knorpelkapsel. In vielen Fällen wandelt sich der Zelleninhalt vollständig in Fett um: die Zelle wird also dann von einem von dem Protoplasma sehr verschiedenen Inhalte erfüllt, und das Protoplasma selbst verschwindet gänzlich; in reichlicher Menge finden sich solche Zellen namentlich in dem Bindegewebe. Endlich kommen Zellen vor, in denen sich Farbstoff in Körnchen ablagert, ähnlich wie der Farbstoff in den Pflanzenzellen. Alle diese Veränderungen sind aber immerhin unbedeutend gegenüber den weitgehenden Veränderungen, welche die Pflanzenzelle erfährt.

Aehnliche Metamorphosen wie die Pflanzenzellen erfahren die thierischen Zellen in Folge ihres Wachsthums und ihrer Aneinanderlagerung. Auch hier ist das Wachsthum vorzugsweise ein Längenwachsthum. So wachsen die Zellen, welche die glatte Muskelsubstanz zusammensetzen, zu sehr beträchtlicher Länge aus, und auch die Hauptelemente der quergestreiften Muskelsubstanz, die so genannten Muskelprimitivbündel, sind nur sehr verlängerte Zellen. Eine gegenseitige Formbestimmung der Zellen durch dichte Aneinanderlagerung während ihres Wachsthums findet sich seltener bei thierischen Zellen, weil eine solche dichte Aneinanderlagerung nicht so häufig vorkommt. Es gehören hieher vorzugsweise nur die Epithelialgewebe, deren Zellen oft polyedrische Formen annehmen und dadurch ein dem vegetabilischen Gewebe ähnliches Ansehen erzeugen.

Aber noch eine dritte formbestimmende Ursache wirkt häufig auf die thierischen Zellen ein, die bei den Pflanzenzellen nicht, oder wenigstens bei weitem nicht in gleichem Umfange stattfindet. Dies sind massenhafte Ausscheidungen, welche bestimmte Zellen liefern, und welche zu bleibenden Geweben werden. Es sind die Gewebe der Bindesubstanz, d. h. das Binde-, Knochen- und Knorpelgewebe, bei denen eine solche Ausscheidung aus den Zellen, eine Bildung von Intercellularsubstanz, stattfindet. Es geschieht aber namentlich bei den zwei erstgenannten dieser Gewebe, beim Binde- und Knochengewebe, dass die Intercellularsubstanz bestimmend auf die Form der Zellen einwirkt. In dem Knorpel ist die Intercellularsubstanz den Zellen gegenüber an Masse unbedeutender, und die Zellen selbst werden bald durch die Knorpelkapseln vor bedeutenden Formumwandlungen bewahrt. Dagegen sind das Bindegewebe und der Knochen zur Zeit seiner ersten

Bildung äusserst weich, so dass die von den Zellen gebildete Intercellularsubstanz auf die Zellen einen Druck ausübt, unter dessen Einfluss dieselben schrumpfen. Zugleich jedoch wachsen sie noch nach einzelnen Richtungen: in Folge beider Wirkungen entstehen daher kleine Zellen mit oft fast verschwindendem centralem Raum, die Ausläufer in die Intercellularsubstanz hineinsenden.

Auch in den Pflanzen kommt zwar eine Intercellularsubstanz vor, welche von den Zellen ausgeschieden wird und die Zwischenräume der Zellen ausfüllt. Sie findet sich namentlich im Gewebe mancher Algen und im Albumen vieler Leguminosen, ist aber an Masse viel geringer und hat bei weitem nicht die Bedeutung der thierischen Intercellularsubstanz. Wir können daher, da dieses Auftreten von Intercellularsubstanz im Pflanzengewebe zudem eine Ausnahme bildet, die Ausscheidung von Intercellularsubstanz als ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal zwischen der Pflanzen- und Thierzelle ansehen. Die Membran der Pflanzenzelle legt auf ihrer Innenseite Verdickungsschichten an, die Membran der Thierzelle bildet auf ihrer Aussenseite eine ihrer eigenen Substanz verwandte Gewebsmasse. Ueber die Art, wie die Intercellularsubstanz von der Zelle erzeugt wird, stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der einen, die von Reichert und Virchow begründet wurde, bildet sich die Intercellularsubstanz als ein Secret aus der Zellenmembran; nach der anderen, der hauptsächlich M. Schultze das Wort redet, ist die Intercellularsubstanz anfänglich nichts weiter als eine massenhafte Vermehrung des Zelleninhalts oder Protoplasmas. Die letztere Ansicht stützt sich auf die Thatsache, dass die Elementarorganismen in dem Stadium, in welchem die reichlichste Bildung von Intercellularsubstanz stattfindet, in der Regel noch keine Membranen besitzen *).

2. Chemische Zusammensetzung der Zelle.

§. 8. Allgemeine Uebersicht der chemischen Zellenbestandtheile.

Die Zellen sind die Elemente, in welchen die wichtigsten chemischen Bestandtheile des Organismus erzeugt werden. Die Pflanzenzelle ist im Anfang ihrer Bildung vorzugsweise reich an den stickstoffreichsten Bestandtheilen des Organismus, den Eiweisskörpern. Von früh an finden sich ferner im Inhalt der Zellen abgelagert die Fette, zuerst spärlich in kleinen Körnchen, dann grössere Tropfen bildend oder die ganzen Zellen ausfüllend. Mit dem Verschwinden des stickstoffreichen Protoplasmas mehren sich die im Zellsaft gelösten oder suspendirten stickstofffreien Pflanzenbestandtheile, Dextrin, Gummi, Zucker, die Pflanzensäuren und Pflanzenbasen, die ätherischen

*) Reichert, vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat 1845. Virchow, Verhandlungen der physikal. med. Gesellschaft zu Würzburg, Bd. 2. M. Schultze a. a. O.

Oele, das Stärkmehl. Im Innern der Zelle lagern sich kohlenstoffreiche Farbstoffe, namentlich das Chlorophyll, ab. Der stickstoffhaltige Primordialschlauch der Pflanzenzelle geht in die stickstofffreie Cellulosemembran über, welche die mit ihr gleich zusammengesetzten Verdickungsschichten auflagert.

Auch die Thierzelle besteht auf ihren ersten Entwicklungsstufen fast allein aus mit Wasser imbibirten Eiweisssubstanzen. Durch den Lebensprocess bilden sich aus ihnen zunächst ihre unmittelbaren meist sauerstoffreicheren Derivate, die Hornsubstanz, die leimgebende und elastische Substanz. Von ihrer ersten Bildung an finden sich ferner im Inhalt der Zellen in Körnchen abgelagert die Fette, die dann später in einzelnen Zellen den ganzen Inhalt erfüllen. In Folge weiterer Zersetzung entsteht eine Reihe theils stickstoffhaltiger, theils stickstofffreier Körper, die nach mehr oder minder erheblichen Veränderungen wieder den Organismus verlassen. Manche dieser Körper werden wohl schon innerhalb der Zellen erzeugt, andere gelangen wahrscheinlich erst ausserhalb derselben zu der Zusammensetzung, in welcher wir sie untersuchen. So bilden sich die Säuren der Galle, die Harnsäure und Hippursäure, Leucin, Tyrosin, Kreatin, Kreatinin, Sarkosin, Glycin, Harnstoff, Zucker, Milchsäure, Kohlensäure.

In ihrer frühesten Bildungszeit verhalten sich demnach die Pflanzen- und die Thierzelle wie in morphologischer, so auch in chemischer Beziehung vollkommen ähnlich. Beide bestehen ihrer Hauptmasse nach aus eiweissähnlichen Substanzen, deren Verhalten chemischen Einwirkungen gegenüber keine erheblichen Unterschiede zeigt. Diese Substanzen sind in verdünnten Säuren und Alkalien löslich, während sie in der Hitze und bei der Einwirkung concentrirter Säuren gerinnen. Kern und Inhalt unterscheiden sich in der Pflanzen- wie in der Thierzelle durch ihre Löslichkeitsverhältnisse. Während nämlich der Inhalt schon in verdünnten Säuren sich löst, wird der Kern von diesen nicht angegriffen, löst sich dagegen sogleich mit dem Inhalt in Alkalien. Die Membran ist anfangs von dem Inhalt chemisch nicht zu unterscheiden, später wird sie resistenter als dieser, da die Membran der Pflanzenzelle in die fast allen Lösungsmitteln widerstehende Cellulose übergeht, die Membran der Thierzelle allmälig in einen Stoff sich umwandelt, der sich dem elastischen Stoff ähnlich verhält, nämlich in Säuren unlöslich ist, durch Alkalien aber aufquillt und allmälig gelöst wird.

Die hier hervorgehobenen Hauptbestandtheile der Pflanzen- und Thierzelle und ihre Umsetzungsproducte pflegt man als deren organische Bestandtheile zu bezeichnen. Neben ihnen gehen immer unorganische Verbindungen (Wasser, Salze und einige gasförmige Stoffe) in die Zusammensetzung der Zellen und Gewebe ein. Die organischen Bestandtheile der Organismen sind chemisch dadurch charakterisirt, dass sie sämmtlich Kohlenstoff und diesen meist in hoher Atomzahl ent-

halten. Viele dieser Bestandtheile kennen wir bis jetzt nur als Producte der Zellenthätigkeit, sie haben ausserhalb des lebenden Körpers noch nicht erzeugt werden können. Hierher gehören namentlich die Eiweissstoffe und ihre nächsten Abkömmlinge, also gerade diejenigen Verbindungen, mit denen das Zellenleben beginnt, und aus denen die übrigen Kohlenstoffverbindungen erst hervorgehen. Unter diesen letzteren sind es vorzugsweise die einfacher zusammengesetzten, die weniger Kohlenstoffatome enthaltenden, welche bis jetzt ausserhalb des Organismus und aus Bestandtheilen der unorganischen Natur erzeugt werden konnten.

Der Primordialschlauch ist derjenige Theil der Pflanzenzelle, der sich am frühesten chemisch umwandelt. Mulder hat in einzelnen Fällen zu einer Zeit, wo er seine physikalische Beschaffenheit noch nicht merklich geändert hatte, kein Eiweiss in demselben mehr nachweisen können. — Auf die Aehnlichkeit, welche die Membran der reifen thierischen Zelle mit der elastischen Substanz hat, ist von Donders hingewiesen worden. Dem ähnlichen chemischen Verhalten entspricht die Entwicklung der elastischen Fasern durch das Auswachsen von Zellenmembranen. Man kann daher die elastische Substanz als das Analogon der pflanzlichen Cellulose betrachten.

Von den Bestandtheilen des pflanzlichen Organismus ist namentlich eine grosse Anzahl ätherischer Oele und organischer Säuren bereits künstlich dargestellt worden. Dagegen hat man bis jetzt die von den Pflanzen erzeugten organischen Basen (Alkaloide) noch nicht ausserhalb des Organismus zu erzeugen vermocht, obgleich es gelungen ist, eine grosse Zahl basischer Körper künstlich darzustellen, die sich in chemischer Hinsicht vollkommen den von der Pflanze erzeugten analog verhalten. Von den stickstoffhaltigen Producten des thierischen Organismus sind der Harnstoff, das Kreatinin, Leucin, Tyrosin und Glycin, bisher ausserhalb des Körpers dargestellt worden. Unter ihnen hat die künstliche Darstellung des Harnstoffs ein besonderes Interesse, weil Wöhler's Entdeckung dieser Darstellung, durch isomere Umwandlung des cyansauren Ammoniaks in der Wärme, zum ersten Mal die vitalistische Hypothese, dass keines von den chemischen Erzeugnissen des Organismus ausserhalb desselben erzeugt werden könne, gestürzt hat, und weil, da das cyansaure Ammoniak aus lauter Bestandtheilen der unorganischen Natur durch Synthese hervorgeht, hiermit der Beweis geliefert ist, dass auch der Harnstoff, eines der wichtigsten Umsetzungsproducte der Eiweisskörper, rein aus unorganischen Stoffen zusammengesetzt werden kann. Dies berechtigt zu der Erwartung, dass es vervollkommneten Methoden und namentlich einer vollkommneren Einsicht in die chemischen Zersetzungsprocesse innerhalb des Organismus dereinst gelingen wird, die Eiweisskörper selbst und ihre näheren Abkömmlinge noch künstlich darzustellen. Das Nämliche gilt von den Kohlenhydraten und den hochatomigen Fettsäuren. Dagegen sind die übrigen stickstofffreien Säuren des thierischen Organismus, wie die Milchsäure, Buttersäure, Essigsäure, Ameisensäure, Oxalsäure, sehr häufige Zersetzungsproducte chemischer Processe ausserhalb des Organismus.

§. 9. Die Eiweisskörper.

Alle Eiweisssubstanzen sind in ihrem reinen Zustand amorphe Körper von neutraler Reaction, die aus ungefähr 52 — 54 Theilen Kohlen-

stoff, 7 Wasserstoff, 15—17 Stickstoff, 21—23,5 Sauerstoff und 1—1,5 Schwefel in 100 Theilen bestehen. Die moleculare Constitution dieser Körper ist noch unerforscht. Man ist geneigt sie wegen der Aehnlichkeit ihrer procentischen Zusammensetzung als Modificationen einer und derselben Substanz zu betrachten. Die einzelnen Körper, die in dieser Gruppe zusammengefasst werden, unterscheidet man theils nach ihrem Vorkommen, theils nach ihrem chemischen Verhalten. Als hauptsächlichste Eiweisskörper gelten hiernach folgende:

1) Das Albumin, der im Eiweiss des Eies, im Serum des Blutes, der Lymphe, des Chylus, sowie in Transsudaten gelöste und beim Erhitzen in Flocken gerinnende Eiweisskörper; als Pflanzeneiweiss kommt er in sehr vielen Pflanzensäften gelöst vor.

2) Das Caseïn, der in der Milch der Säugethiere enthaltene und beim Erhitzen in Membranen gerinnende Eiweisskörper. Lässt man auf Eiweissstoffe Alkalien einwirken, und neutralisirt dann die alkalische Lösung durch Essigsäure, so erhält man Körper, die in ihrem chemischen Verhalten vollständig dem Casein gleichen. Dieselben sind als Albuminate bezeichnet worden. Ferner ist mit dem Casein vielleicht das Legumin, der Eiweisskörper der Leguminosenfrüchte, identisch, den man desshalb auch Pfanzencaseïn genannt hat.

3) Das Fibrin, ein in Blut, Chylus und Lymphe bei der Gerinnung sich bildender fester Eiweisskörper, der aus der Verbindung zweier gelöster Eiweissstoffe, der fibrinogenen und der fibrinoplastischen Substanz, hervorgeht. In gewissen Salzen (namentlich Kochsalz und Salpeter) quillt das Fibrin auf und löst sich theilweise; diese Salze verhindern daher auch seine Ausscheidung. Das Pflanzenfibrin, der in Alkohol unlösliche Eiweisskörper des Getreideklebers, hat mit dem thierischen Fibrin wahrscheinlich nur den Namen gemein.

4) Das Syntonin, eine durch Behandlung der Muskelsubstanz und anderer Eiweisskörper mit Salzsäure und vorsichtige Neutralisation entstehende gallertige Substanz, die sich leicht in verdünnter Salzsäure und schwachen Alkalien löst, dagegen in neutralen Salzen, wie Kochsalz, unlöslich ist.

5) Das Myosin, ein bei der spontanen Gerinnung (der sogenannten Todtenstarre) der Muskeln sich bildender Körper, der von Kochsalzlösung gelöst wird, hierin also den fibrinbildenden Substanzen verwandt ist, während er sich durch dasselbe Verhalten von dem Syntonin unterscheidet.

6) Das Globulin. Die rothen Blutkörperchen bestehen ihrer Hauptmasse nach aus der krystallisirbaren Verbindung eines Eiweisskörpers mit dem nachher (in §. 12) zu erwähnenden rothen Blutfarbstoff, welche Verbindung man als Hämoglobin oder Hämatoglobulin bezeichnet hat. Den hierin präformirten Eiweisskörper nennt man Globulin. Derselbe ist nach seiner Ausscheidung aus dem Hämoglobin

hauptsächlich durch seine Löslichkeit in sauerstoffhaltigem und seine Unlöslichkeit in kohlensäurehaltigem Wasser gekennzeichnet.

Ausser den hier aufgezählten sind noch folgende Albuminmodificationen unterschieden worden:

1) Das Paralbumin, ein in Ovarialcysten gefundener zähflüssiger Eiweisskörper, der durch Alkohol gefällt wird. 2) Die oben erwähnte fibrinogene und fibrinoplastische Substanz. Die erstere findet sich nach A. Schmidt in den Transsudaten sowie im Plasma des Blutes, der Lymphe und des Chylus, während die letztere in den Blutkörperchen, in geringerer Menge auch im Blutplasma gelöst ist; beide stimmen in ihren meisten Reactionen mit dem Globulin überein und sind daher entweder mit demselben identisch oder ihm nahe verwandt. 3) Die Peptone. So werden die leicht löslichen Modificationen aller Albuminstoffe bezeichnet, welche sich bei der Einwirkung des sauren Magensaftes auf die Eiweisskörper bilden. 4) Die amyloide Substanz. Unter diesem Namen wurde von Virchow ein Körper beschrieben, der in concentrisch schaligen Körnchen als pathologische Infiltration in verschiedenen Organen, namentlich an dem serösen Ueberzug der Nervencentren, vorkommt. Nach Zusammensetzung und chemischem Verhalten gehört derselbe zur Gruppe der Albuminstoffe.

In ihren wesentlichsten physikalischen und chemischen Eigenschaften stimmen die verschiedenen Eiweisskörper mit einander überein. Im festen Zustande sind sie sämmtlich in hohem Grad hygroskopisch und quellungsfähig. Ihr Quellungsvermögen ist am grössten in schwach angesäuertem oder alkalischem Wasser, während es durch die Beimengung neutraler Salze verringert wird. In ihren wässerigen Lösungen haben sie die Eigenschaft den polarisirten Lichtstrahl nach links zu drehen. Mit flüssigen Fetten vertheilen sie sich zu feinen Gemengen (Emulsionen), in welchen sich jedes mikroskopische Fetttröpfchen von einer etwas verdichteten Eiweisshülle umgeben zeigt. Sämmtliche Albuminstoffe sind in Alkalien und conc. Essigsäure löslich und werden aus ihren Lösungen durch starke Mineralsäuren, Gerbsäure, schwere Metallsalze sowie durch concentrirte Lösungen von neutralen Salzen der Alkalien und alkalischen Erden, die meisten auch durch Alkohol gefällt. Mit starker Salpetersäure erwärmt färben sie sich gelb und zersetzen sich unter Bildung eines gelben Niederschlags, der sogenannten Xanthoproteïnsäure. Eine Lösung von Quecksilber im gleichen Gewicht starker Salpetersäure lässt noch Spuren von Albuminstoffen an der eintretenden rothen Färbung erkennen (Millon'sches Reagens). Unter dem Einfluss einer Temperatur zwischen 15 und 40° C. und bei Gegenwart von Wasser und Sauerstoff verfallen sie der Fäulniss und liefern hierbei Producte, die bei den verschiedenen Eiweisskörpern übereinstimmen, vorzüglich Leucin, Tyrosin, Ammoniak, Kohlensäure, Schwefelwasserstoffgas und flüchtige Fettsäuren.

In den Pflanzen- und Thiergeweben kommen die Eiweisskörper meistens in Verbindungen vor. So ist im Serum und Eiereiweiss Natronalbuminat enthalten. Das Caseïn der Milch ist mit dem künstlich,

durch Lösung geronnener Eiweisskörper in Kali, dargestellten Kalialbuminat identisch; auch die Eiweisskörper der Muskelsubstanz, aus welchen das Syntonin und Myosin hervorgehen, reagiren im frischen Zustand alkalisch. Das Pflanzenalbumin findet sich dagegen meist in sauren Flüssigkeiten (als Acidalbumin) gelöst; die aus den Leguminosen erhaltene Lösung des Legumin ist neutral. In der Regel sind mit den Eiweisskörpern und ihren Alkaliverbindungen einige Salze, namentlich Kochsalz, phosphorsaurer Kalk und etwas phosphorsaure Bittererde innig gemengt. Die Eiweisskörper sind so schwer von diesen Salzen zu trennen, dass fast immer Spuren derselben an ihnen zurückbleiben.

Bei der nahen Verwandtschaft aller Eiweisskörper liegt die Vermuthung nahe, dieselben möchten von einer einzigen Substanz abzuleiten sein. Mulder hat zuerst auf diese Vermuthung hin ein schwefelfreies Radical Proteïn in allen diesen Substanzen angenommen, daher dieselben auch häufig als Proteïnkörper bezeichnet werden. Nach Lieberkühn bilden die Niederschläge, welche durch Metallsalze in den Lösungen der Albuminate entstehen, Verbindungen von der Zusammensetzung $C_{72} H_{56} N_9 O_{22} SR + C_{72} H_{56} N_9 O_{22} SH$, wo R ein Atom eines Metalls bedeutet. Man kann hiernach dem Albumin die hypothetische Formel $2 (C_{72} H_{56} N_9 O_{22} SH)$ geben und annehmen, in den Metallverbindungen des Albumins sei 1 Atom H durch 1 Atom Metall ersetzt. Uebrigens ist diese Formel jedenfalls nur eine provisorische. Bei dem hohen Moleculargewicht der Albuminstoffe ist vielmehr mit Sicherheit vorauszusetzen, dass dieselben gepaarte Verbindungen darstellen. Es wäre somit Aufgabe des Chemikers, durch das Studium ihrer Zersetzungen die Paarlinge, aus denen sie gebildet sind, aufzufinden. Da sich die Eiweissstoffe, wie wir später sehen werden, im thierischen und pflanzlichen Organismus nachweisbar in stickstofffreie und stickstoffhaltige Körper spalten können, so ist es nicht unwahrscheinlich, dass dieselben aus einem stickstofffreien und einem stickstoffhaltigen Paarling zusammengesetzt sind.

F. Hoppe hat die von ihm nachgewiesene Eigenschaft der Eiweisskörper, dass dieselben in ihren Lösungen circulare Polarisation zeigen, zur Unterscheidung derselben benützt. So zeigt das Albumin des Serums eine specifische (d. h. für die Länge der Flüssigkeitssäule und die Einheit der Dichte bestimmte) Drehung = — 56°, das Eiereiweiss = — 35,5°. In alkalischen oder sauren Lösungen steigt die Linksdrehung des polarisirten Strahls, aber für die verschiedenen Eiweissstoffe in verschiedenem Grade. Hierdurch geben sich die sämmtlichen Albuminate als in ihrer Molecularconstitution von einander verschiedene Körper zu erkennen, obgleich sie sich in ihrem chemischen Verhalten in hohem Grad gleichen*).

§. 10. Nächste Derivate der Eiweisskörper.

Die thierische Zelle erzeugt aus den Eiweisskörpern einige denselben nahe verwandte Verbindungen, die neben den Albuminstoffen die

*) Gerhard, organische Chemie, Bd. 4 S. 477. Lieberkühn, Poggendorff's Annalen der Physik Bd. 86, 1852. Hoppe-Seyler, Handbuch der physiologisch- und pathologisch-chemischen Analyse, 2. Aufl. Berlin 1865.

hauptsächlichsten stickstoffhaltigen Gewebebildner abgeben. Im pflanzlichen Organismus, für welchen die stickstofffreie Cellulose eine in histogenetischer Beziehung analoge Bedeutung gewinnt, kommen diese oder ihnen ähnliche Derivate des Albumins nicht vor. Dagegen treten einige andere den Albuminstoffen sehr verwandte Körper als Zellensecrete sowohl im pflanzlichen wie im thierischen Organismus auf: es ist dies die Gruppe der zum Theil als Fermentkörper eine wichtige Rolle spielenden Mucin- oder Schleimstoffe.

Zu den histogenetischen Derivaten der Eiweisskörper gehört zunächst der die Hauptmasse der Intercellularsubstanz des Knochen- und Bindegewebes bildende Körper, der sich beim Kochen dieser Gewebe in Knochenleim (Colla oder Glutin) umwandelt, und den man daher als Collagen oder leimgebende Substanz bezeichnet hat. Die Intercellularmasse des Knorpels besteht aus einer davon verschiedenen, erst bei längerem Kochen in Wasser sich lösenden Substanz, dem Chondrogen; der aus ihr gewonnene Leim ist das Chondrin (Knorpelleim). Eine mit dem Binde- und Knorpelgewebe vielfach vereint vorkommende Substanz ist das Elastin, der elastische Stoff, aus welchem die elastischen Fasern und Membranen zusammengesetzt sind. Endlich gehört hierher das durch seinen beträchtlichen Schwefelgehalt ausgezeichnete Keratin (Hornstoff), der wesentliche Bestandtheil der epithelialen Gebilde, wie der Haare, Nägel, Epidermis u. s. w.

Während die vier hier genannten Stoffe vielleicht noch nicht einmal in ihrem reinen Zustande dargestellt sind, ist letzteres wenigstens in Bezug auf den in die Zusammensetzung des Nervenmarks eingehenden stickstoffhaltigen Körper, das Protagon (C_{232} H_{241} N_{4} PO_{44} nach Liebreich, früher auch Cerebrin, Myelin genannt) gelungen. Das Protagon bildet farblose Krystalle, die sich in Fetten und ätherischen Oelen lösen. Es findet sich nicht nur im Nervenmark der Centralorgane und peripherischen Nerven sondern ausserdem in den rothen Blutkörperchen sowie wahrscheinlich im Eidotter, dem Samen, den farblosen Blutzellen.

Die procentische Zusammensetzung der hier genannten fünf gewebebildenden Stoffe des Thierkörpers ist folgende:

Collagen $C_{49,6}$ $H_{6,9}$ $N_{18,8}$ $S_{0,7}$ $O_{24,0}$ (Scherer)
Chondrogen $C_{49,9}$ $H_{6,6}$ $N_{14,5}$ $S_{0,4}$ $O_{28,6}$ (Hoppe)
Elastin $C_{55,5}$ $H_{7,1}$ $N_{16,7}$ $O_{20,5}$ (Hoppe)
Keratin $C_{50,3-52,2}$ $H_{6,4-7,0}$ $N_{16,2-17,7}$ $S_{0,7-5,0}$ $O_{20,7-25,0}$ (Hoppe)
Protagon $C_{11,5}$ $H_{16,2}$ $N_{0,7}$ $P_{0,2}$ $O_{8,4}$ (Liebreich).

Hiernach ist das Collagen und Chondrogen um einige Procente kohlenstoffärmer und sauerstoffreicher, das Elastin umgekehrt kohlenstoffreicher und sauerstoffärmer als die Eiweissstoffe. Man kann sich daher vorstellen, dass erstere aus einer schwachen Oxydation, letzteres aus einer Reduction der Albuminstoffe hervorgingen. Das Keratin ist höchst wahrscheinlich ein Gemenge verschiedener Substanzen. Das Protagon entfernt sich durch seine Armuth an Sauerstoff und

Stickstoff am beträchtlichsten von den Eiweisskörpern und nähert sich durch seinen Wasserstoffreichthum den Fettsubstanzen. In der That zerfällt es in Barytwasser gekocht in Glycerinphosphorsäure, Stearinsäure und in einen stark basischen Körper, der von Liebreich als Neurin bezeichnet wurde.

Collagen und Chondrogen unterscheiden sich chemisch hauptsächlich dadurch, dass die erstere Substanz aus ihren Lösungen durch die meisten Säuren, mit Ausnahme der Gerbsäure, nicht gefällt wird, während die zweite mit denselben Niederschläge bildet. Die Lösungen beider drehen ferner nach Hoppe gleich den Eiweisskörpern den polarisirten Lichtstrahl nach links, das Chondrin aber in höherem Grade als das Glutin (ersteres über — 200°, letzteres — 130°). Das Keratin löst sich nicht in kochendem Wasser und verdünnten Säuren, dagegen in Alkalien und concentrirten Säuren. Das Elastin endlich widersteht allen Lösungsmitteln mit Ausnahme der concentrirten Alkalien.

Unter den Mucinsubstanzen des Thierleibes ist die verbreitetste das eigentliche Mucin (Schleimstoff), der Hauptbestandtheil des Secretes aller Schleimhäute. Dasselbe ist ein zähflüssiger, in Wasser aufquellender Körper, der durch Alkohol und Essigsäure in Flocken gefällt wird. Mit dem Mucin verwandt ist das noch nicht hinreichend erforschte Pepsin, das Verdauungsferment des Magensaftes, sowie die wahrscheinlich identischen zuckerbildenden Fermente in Speichel und Pankreasflüssigkeit (Ptyalin). Auch die pflanzliche Zelle liefert mehrere Secretionsproducte, die man wohl mit den thierischen Mucinsubstanzen in eine Linie stellen kann: so das Pflanzenglutin, das mit Caseïn (Pflanzenfibrin) zusammen den Kleber der Cerealien bildet und sich durch seine Löslichkeit in Alkohol auszeichnet; neben demselben enthält der Kleber noch eine andere Substanz in geringerer Menge, die man als Pflanzenmucin bezeichnet hat. Endlich aber sind die stickstoffhaltigen Fermente der Pflanze, die Diastase, das Emulsin, hierher zu rechnen.

Die stabileren dieser Stoffe haben folgende proc. Zusammensetzungen:

Thierisches Mucin $C_{52,2}\ H_{7,0}\ N_{12,6}\ O_{28,2}$ (Hoppe)
Pflanzenglutin $C_{53,4}\ H_{7,7}\ N_{13,5}\ O_{25,4}$ (Boussingault)
Pflanzenmucin $C_{54,1}\ H_{6,9}\ N_{16,6}\ S_{0,8}\ O_{21,5}$ (Ritthausen).

Die verschiedenen Fermentkörper sind so veränderlich in ihrer Zusammensetzung und so schwierig von anhängenden Substanzen zu befreien, dass eine brauchbare Elementaranalyse derselben unmöglich ist.

§. 11. Chemische Erzeugnisse der Pflanzenzelle.

A. Stickstoffhaltige Körper.

1) Die meisten Pflanzenfarbstoffe, vor allen das Chlorophyll (wahrscheinlich $C_{18}\ H_9\ NO_8$).

2) Die Pflanzenalkaloide, organische Basen, die mit unorganischen oder organischen Säuren zu Salzen verbunden sind. Sie enthalten sämmtlich neben dem Stickstoff zugleich Kohlenstoff und Wasserstoff, die meisten ausserdem noch Sauerstoff.

Wir führen beispielsweise an:

Solanin $C_{84}\ H_{73}\ N_2\ O_{28}$, Strychnin $C_{22}\ H_{28}\ N_2\ O_2$,
Piperin $C_{70}\ H_{37}\ N_2\ O_{10}$, Coniin $C_{16}\ H_{15}\ N$,
Morphin $C_{34}\ H_{19}\ N\ O_6$. Nicotin $C_{10}\ H_7\ N$.

Die stickstoffhaltigen Pflanzenfarbstoffe wie die Pflanzenbasen sind im Verhältniss zu ihrem Kohlenstoffgehalt weit reicher an Stickstoff als die Eiweisskörper. Es erklärt sich dies daraus, dass in der Pflanze bei der Zersetzung der Eiweisskörper neben jenen stickstoffhaltigen eine grosse Zahl stickstofffreier Körper entsteht.

B. Stickstofffreie Körper.

1) Die Kohlenhydrate, d. h. Körper, die neben einer Anzahl von Kohlenstoffatomen Sauerstoff und Wasserstoff in den Gewichtsverhältnissen des Wassers enthalten. Sie sind: die Cellulose, aus der die Zellenmembran und ihre Verdickungsschichten bestehen, die Stärke, die in Körnchen im Inhalt der Zellen vorkommt, das Dextrin und das Gummi, sämmtlich Körper von der Zusammensetzung $C_{12}\ H_{10}\ O_{10}$, ferner der Rohrzucker ($C_{12} H_{11} O_{11}$), sowie der Traubenzucker und Fruchtzucker (beide $C_{12} H_{12} O_{12}$ + 2 aq.).

2) Die Wachsarten, Fette, ätherischen Oele und Harze, in denen sämmtlich der Sauerstoff in geringerer Atomzahl als der Wasserstoff vorhanden ist. Einige ätherische Oele, sowie das in diese Gruppe zu stellende Kautschuk, sind sogar sauerstofffrei. Die verbreitetsten Fette des Pflanzenreichs sind das Palmitin und Oleïn, sie sind mit den Fetten des Thierreichs identisch. (S. diese, §. 12, B 2.)

Von den der Pflanze eigenthümlichen Stoffen, die hierher gehören, nennen wir:

Myricin $C_{20}\ H_{20}\ O$, Rosenölstearopten $C_{16}\ H_{16}$,
Cerin $C_{10}\ H_{10}\ O$, Terpentinöl $C_{20}\ H_{16}$,
Campher $C_{10}\ H_8\ O$, Kautschuk $C_8\ H_7$.
Thymol $C_{20}\ H_{14}\ O_2$,

3) Die Pflanzensäuren, die theils frei theils als Salze in dem Zellsaft gelöst sind. Sie enthalten häufig den Sauerstoff in grösserer Atomzahl als den Wasserstoff.

Beispiele:

Zimmtsäure $C_{18}\ H_7\ O_3$, Weinsäure $C_8\ H_4\ O_{10}$,
Gerbsäure $C_{18}\ H_8\ O_{12}$, Aepfelsäure $C_4\ H_2\ O_4$.

Dem Pflanzen- und Thierreich gemeinsam sind die Oxalsäure ($C_2\ O_3$) und die Ameisensäure ($C_2\ H\ O_3$).

§. 12. Chemische Erzeugnisse der Thierzelle.

A. Stickstoffhaltige Körper.

1) Die thierischen Farbstoffe. Die Farbstoffe des Thierreichs sind fast sämmtlich (eine Ausnahme bilden nur einige von niederen Thieren erzeugte Farbstoffe, z. B. das Carmin) stickstoffhaltig und

kohlenstoffreich. Der wichtigste unter denselben ist der in den rothen Blutkörperchen mit einem Albuminstoff verbundene rothe Farbstoff, der im unzersetzten Zustand bis jetzt nicht isolirt werden konnte. Die übrigen Farbstoffe, namentlich die Farbstoffe der Galle, des Harns und die braunen und schwarzen Pigmente (Melanin), die in der Aderhaut des Auges, im Malpighischen Schleimnetz des Negers und sonst vielfach in den Geweben vorkommen, sind ohne Zweifel aus dem Blutfarbstoff hervorgegangen. Blut-, Gallen- und Harnfarbstoffe existiren in gelöster Form; der erstere ist an die weiche Masse der Blutkörperchen gebunden, die letzteren sind in den betreffenden Flüssigkeiten gelöst enthalten. Das Melanin dagegen bildet dunkle Körnchen, die in Zellen eingeschlossen sind, und die entweder den gewöhnlichen Lösungsmitteln ganz widerstehen oder höchstens in starken Alkalien löslich sind.

Das krystallisirbare Hämoglobin hat nach Hoppe die proc. Zusammensetzung $C_{54,2}$ $H_{7,2}$ $Fe_{0,42}$ $N_{16,0}$ $O_{21,5}$ $S_{0,7}$. Beim Erhitzen verdünnter Lösungen sowie bei der Behandlung mit Säuren oder Alkalien zerspaltet sich dieser Körper in eine coagulirte Albuminsubstanz (s. §. 9) und in einen eisenhaltigen Farbstoff, das Hämatin (C_{96} H_{51} Fe_3 N_6 O_{18}). Man nahm früher an, der letztgenannte Farbstoff sei bereits präformirt in dem Hämoglobin enthalten. Aus dem abweichenden optischen Verhalten des Hämoglobins und des Hämatins folgt aber, dass letzteres ein Zersetzungsproduct ist. Siehe hierüber §. 25. Ein anderes Zersetzungsproduct des Blutfarbstoffs, das Hämatoidin, kommt häufig im thierischen Körper (z. B. in alten Blutextravasaten, sowie in der Milz) vor. Dasselbe ist ein krystallinischer Körper und höchst wahrscheinlich mit dem Hauptfarbstoff der Galle, dem Bilirubin, identisch.

2) Die basischen Stoffe des Thierleibes, Körper von sehr schwach basischen Eigenschaften, die im Organismus meistens nicht an Säuren gebunden sind und im Verhältniss zu ihrem Kohlenstoffgehalt mehr Stickstoff und Sauerstoff enthalten als die pflanzlichen Alkaloide.

Die hierher gehörenden Körper sind:

Leucin C_{12} H_{13} NO_4	Sarkin (oder Hypoxanthin) C_{10} H_4 N_4 O_2
Tyrosin C_{18} H_{11} NO_6	Xanthin C_{10} H_4 N_4 O_3
Glycin C_4 H_5 NO_4	Guanin C_{10} H_5 N_5 O_5
Taurin C_4 H_7 NO_6 S_2	Allantoin C_8 H_4 N_4 O_4
Kreatin C_8 H_9 N_3 O_4	Harnstoff C_2 H_4 N_2 O_2.
Kreatinin C_8 H_7 N_3 O_2	

3) Die stickstoffhaltigen Säuren des Thierleibes. Diese Säuren zerfallen in zwei Gruppen, deren eine,

a) die gepaarten Gallensäuren, sehr schwach saure Eigenschaften zeigt. In der Galle des Menschen sind zwei solche Säuren, die Glykocholsäure (C_{52} H_{43} NO_{12}) und die Taurocholsäure (C_{52} H_{45} NS_2 O_{14}), beide an Natron gebunden, als lösliche, seifenähnliche Salze, enthalten. Beim Kochen in verdünnter Säure oder Kalilauge zerfällt unter Aufnahme von je 1 Atom Wasser die erste in Glycin und die nachher (unter B) zu erwähnende stickstofffreie Cholalsäure, die

zweite in Taurin und Cholalsäure. Man nimmt daher an, dass beide Säuren aus einem stickstoffhaltigen (Glycin, Taurin) und einem stickstofffreien Paarling (der Cholalsäure) hervorgegangene Verbindungen seien.

b) Die anderen stickstoffhaltigen Säuren des Thierkörpers, nämlich die im Fleischsaft gefundene Inosinsäure (C_{20} H_{14} N_4 O_{22}), und die beiden hauptsächlich im Harn auftretenden Säuren, Harnsäure (C_{10} H_4 N_4 O_6) und Hippursäure (C_{18} H_9 NO_6), sind im Gegensatz zur obigen Gruppe von ziemlich ausgeprägt sauren Eigenschaften.

Die stickstoffhaltigen Basen und Säuren des Thierleibes stehen zu den Eiweisskörpern ihrer Zusammensetzung nach in einem ähnlichen Verhältniss wie die Pflanzenbasen. Es ist aber bemerkenswerth, dass in dieser Reihe stickstoffhaltiger Körper diejenigen, die dem Pflanzenreich angehören, fast alle stark basisch sind, kein einziger eine Säure ist, während diejenigen, die dem Thierreich angehören, sich in schwache Basen und Säuren trennen. Einen Anhaltspunkt zur Erklärung dieser Thatsache giebt die chemische Constitution jener Substanzen. Die bis jetzt ihrer rationellen Zusammensetzung nach näher erforschten pflanzlichen Alkaloide erweisen sich nämlich als Amid-, Imid- oder Nitrilbasen, d. h als Ammoniak, in welchem 1, 2 oder 3 Aequivalente H durch Alkoholradicale vertreten sind. Dagegen haben sich die näher erforschten stickstoffhaltigen Körper des Thierleibes durchweg als Amide oder Amidosäuren erwiesen. Die Amide aber sind Ammoniak, in welchem 1, 2 oder 3 Aeq. H durch Säureradicale ersetzt sind, und die Amidosäuren kann man sich aus stickstofffreien Säuren durch Substitution von Amid (NH_2) für 1 H-Atom des Säureradicals entstanden denken. So ist z. B. das Coniin eine Imidbase, rat. Formel $\left.\begin{matrix} C_{16}\ H_{14} \\ H \end{matrix}\right\} N$, das Nicotin ist eine Nitrilbase, rat. Formel $\left.\begin{matrix} C_{10}\ H_7 \\ C_{10}\ H_7 \end{matrix}\right\} N_2$, u. s. f. Dagegen ist folgendes die Zusammensetzung derjenigen stickstoffhaltigen Körper des Thierleibes, von welchen sich bereits mit einiger Sicherheit eine rationelle Formel geben lässt.

Harnstoff = Carbamid $\left.\begin{matrix} C_2\ O_2 \\ H_2 \\ H_2 \end{matrix}\right\} N_2$

Glycin = Amidoessigsäure $C_4\ H_2\ O_2 \left.\begin{matrix} (NH_2) \\ H \end{matrix}\right\} O_2$

Leucin = Amid der Capronsäure $C_{12}\ H_{10}\ O_2 \left.\begin{matrix} (NH_2) \\ H \end{matrix}\right\} O_2$

Sarkin = Methylglycin $C_4\ H_2\ O_2\ (C_2\ H_3) \left.\begin{matrix} N \\ H \end{matrix}\right\} O_2$

Alle Amide und Amidosäuren sind vermöge ihrer Bildung gewissermassen zwiespältige Formen. Vermöge ihrer Abstammung vom Ammoniak stellen sie Basen dar und gehen in der That mit Säuren lose Verbindungen ein. Vermöge des in ihnen enthaltenen Säureradicals können sie aber auch den Charakter von schwachen Säuren annehmen und sich daher mit Basen, namentlich mit Alkalien unter Abscheidung von Wasser verbinden.

Man kann die Hippursäure, ähnlich den gepaarten Gallensäuren, als eine Verbindung des Glycins mit einer stickstofffreien Säure, der Benzoësäure (unter Verlust von 2 Atomen HO) betrachten. Es ist nämlich:

$$C_{18} H_9 NO_6 + 2 HO = C_{14} H_6 O_4 + C_4 H_5 NO_4.$$

Hippursäure Benzoësäure Glycin

Für die Richtigkeit dieser Betrachtung spricht, dass die Hippursäure bei ihren Zersetzungen sich leicht in Benzoësäure und Glycin spaltet. Sollte es gelingen, auch noch die Inosinsäure und Harnsäure in einen stickstoffhaltigen Paarling und in eine stickstofffreie Säure zu zerlegen, so wäre damit eine weitere Analogie mit den Zersetzungsproducten der pflanzlichen Zelle hergestellt, unter denen, wie oben bemerkt wurde, die Gruppe der stickstoffhaltigen Säuren fehlt.

B. Stickstofffreie Körper.

1) Die Kohlenhydrate der Thierzelle gehören vorzugsweise zur Gruppe der Glycosen. Glykogene Substanz und Traubenzucker ($C_{12} H_{12} O_{12}$ + 2 aq.) finden sich in der Leber, letzterer ausserdem im Chylus und Blut, Inosit ($C_{12} H_{12} O_{12}$ + 4 aq.) im Muskelfleisch, und Milchzucker ($C_{12} H_{11} O_{11}$ + aq.) in der Milch.

Nur selten kommen ausser dem Glykogen und den Zuckerarten noch andere Kohlenhydrate im Thierreich vor. So findet sich das Dextrin in geringer Menge in der Muskelflüssigkeit und im Blute der Pflanzenfresser, und die Cellulose ist als Bestandtheil des Mantels der Tunicaten nachgewiesen.

2) Flüchtige Säuren, Fettsäuren und ihre Verbindungen. Aus der weit verbreiteten Gruppe der Säuren von der Zusammensetzung $C_{2n} H_{2n} O_4$ findet sich auch im thierischen Organismus eine grössere Zahl. Einige dieser Säuren von höherem Moleculargewicht, namentlich die Palmitin- und Stearinsäure, treten als Hauptbestandtheile des thierischen Fettgewebes, also als histogenetische Stoffe auf; sie sind die einzigen Gewebebildner, welche die Reihe stickstofffreier Verbindungen dem Thierkörper liefert. Diejenigen unter diesen Säuren dagegen, die ein niedrigeres Moleculargewicht besitzen, wie Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure u. s. w., sind Bestandtheile mancher Excrete und bilden ausserdem regelmässige Fäulnissproducte thierischer Gewebe, sie stehen also auf der niedersten Stufe der Gewebszersetzung.

Als mit einiger Sicherheit im thierischen Organismus nachgewiesene Glieder dieser Säurereihe führen wir folgende auf:

Ameisensäure $C_2 H_2 O_4$	Capronsäure $C_{12} H_{12} O_4$
Essigsäure $C_4 H_4 O_4$	Caprylsäure $C_{16} H_{16} O_4$
Propionsäure $C_6 H_6 O_4$	Caprinsäure $C_{20} H_{20} O_4$
Buttersäure $C_8 H_8 O_4$	Palmitinsäure $C_{32} H_{32} O_4$
Baldriansäure $C_{10} H_{10} O_4$	Stearinsäure $C_{36} H_{36} O_4$.

Mit Ausnahme der vier letztgenannten sind diese sämmtlichen Säuren bei gewöhnlicher Temperatur flüssig und um so flüchtiger, je mehr sie dem Anfang der Reihe sich nähern. Capryl- und Caprinsäure, Palmitin- und Stearinsäure dagegen sind krystallinische Massen, von denen die beiden letzteren einen ziemlich hohen Schmelzpunkt besitzen. Die vier hier genannten Säuren nebst der Buttersäure und einer fünften ihrer Zusammensetzung nach nicht in diese Reihe gehörenden, sonst aber

verwandten Säure, der Oelsäure (C_{36} H_{34} O_4), sind es, welche in die Constitution der thierischen Fette eingehen. Sie sind in diesen an einen Alkohol, das Glycerin (C_6 H_8 O_6), gebunden. Das Glycerin ist ein dreiatomiger Alkohol. Es kann also unter Austritt von drei Atomen Wasser sich mit je drei Atomen einbasischer Säuren zu Aethern verbinden. Solche Aether sind die Fette. Sie sind Glyceride der Palmitinsäure, Stearinsäure, Oleïnsäure u. s. w. in verschiedenen Mengenverhältnissen.

Die Fette treten sehr früh im Zelleninhalte auf, wo sie in Form kleiner Körnchen sich ablagern; zuweilen erfüllen sie später den Inhalt der ganzen Zelle. Ihrer Hauptmasse nach finden sie sich daher stets als Zelleninhalt vor, gehen aber dann in kleiner Menge in alle Gewebe und Organe und fast in alle Flüssigkeiten über. Die drei verbreitetsten thierischen Fette sind das Palmitin, Stearin und Oleïn, denen Glyceride der flüchtigeren Fettsäuren wahrscheinlich überall beigemischt sind.

Die drei genannten Fette haben folgende Zusammensetzung:

Palmitin = 3 (C_{32} H_{31} O_3). C_6 H_5 O_3
Palmitinsäure

Stearin = 3 (C_{36} H_{35} O_3). C_6 H_5 O_3
Stearinsäure

Oleïn = 3 (C_{36} H_{33} O_3). C_6 H_5 O_3.
Oleïnsäure Glycerin — 3HO.

Von diesen drei Fetten hat das Stearin die grösste Consistenz, das Oleïn ist bei gewöhnlicher Temperatur flüssig, und das Palmitin steht zwischen ihnen in der Mitte. Es entspricht dies der Consistenz der Fettsäuren, die in ihre Zusammensetzung eingehen.

Das menschliche Fett ist grösstentheils aus Palmitin und Oleïn, zu einem geringeren Theil aus Stearin gemengt, welches letztere schwierig von dem Palmitin zu trennen ist, daher ein Gemenge von Stearin und Palmitin lange als ein besonderes Fett (Margarin) galt.

Im Gehirn, den Nerven, dem Eidotter u. s. w. findet sich eine ölige Flüssigkeit, die man wegen ihrer sauren Eigenschaften ebenfalls zu den Fettsäuren stellen kann, die Glycerinphosphorsäure (C_6 H_9 PO_{12}). Sie ist eine zweibasische Säure, die wahrscheinlich nur als Zersetzungsproduct des Protagons (§ 10) vorkommt.

Ein dem Glycerin verwandter Körper ist das Cholesterin (C_{52} H_{44} O_2), das in der Galle, im Blut, im Gehirn als normaler Bestandtheil gefunden wird. Dasselbe bildet mit organischen Säuren gleichfalls Aetherverbindungen und muss daher als ein Alkohol betrachtet werden.

3) An andern stickstofffreien Säuren ist der thierische Organismus verhältnissmässig arm, gegenüber der grossen Zahl solcher Säuren, die der Zellsaft der Pflanzen führt. Eine einzige hochatomige Säure ist hier noch zu nennen, die Cholalsäure (C_{48} H_{40} O_{10}), die mit Glycin und Taurin gepaart die (unter A 3 genannten) beiden Gallensäuren bildet. Sie hat die Eigenschaft den polarisirten Lichtstrahl

nach rechts zu drehen und theilt dieselbe auch ihren Verbindungen mit. Sie findet sich in geringen Mengen im Darmkanal der Thiere und ist hier ohne Zweifel aus der Zersetzung der gepaarten Gallensäuren hervorgegangen. Unter den stärkeren organischen Säuren von geringerem Atomgewicht hat nur die Milchsäure ($C_6 H_6 O_6$) eine grössere Bedeutung für den thierischen Organismus. Sie findet sich in ihren zwei Modificationen, als gewöhnliche Milchsäure im Magen- und Darminhalt sowie in der Milch, als Para- oder Fleischmilchsäure in der Fleichflüssigkeit. Andere organische Säuren, wie Oxalsäure ($C_4 H_2 O_8$), Bernsteinsäure ($C_8 H_6 O_8$), Benzoësäure ($C_{14} H_6 O_4$), sind nur in sehr geringen Mengen oder sogar nur ausnahmsweise in einzelnen Gewebsflüssigkeiten und Secreten gefunden worden.

§. 13. Unorganische Bestandtheile der Pflanzen- und Thierzelle.

Die organischen Bestandtheile, die theils wesentlich in die Zusammensetzung der Zelle eingehen, theils durch die Zersetzung der die Zelle zusammensetzenden Stoffe innerhalb des Organismus entstehen, sind mit unorganischen Verbindungen innig vereinigt. Diese Verbindungen verlassen meistens den Organismus in derselben Form, in welcher er sie von aussen aufnahm. Trotzdem sind mehrere derselben für das Leben der Zelle von unentbehrlicher Wichtigkeit.

Keinem pflanzlichen oder thierischen Organismus fehlt das Wasser. Es ist das allgemeine Quellungs- und Lösungsmittel, das namentlich in den jugendlichen Zellen dem Gewicht nach den Hauptbestandtheil, oft $^3/_4$ der ganzen Masse, ausmacht. Im pflanzlichen Organismus findet sich das Wasser zum Theil in die Eiweisskörper, zu einem kleineren Theil auch in die Cellulosewandungen imbibirt, vorzüglich aber ist es im Zellsafte, in dem an Wasser reichsten Zellenbestandtheil enthalten. Im thierischen Organismus ist das Wasser Quellungsmittel der Eiweisskörper und ihrer Derivate; die letzteren besitzen ein sehr verschiedenes Quellungsvermögen und sind bald ebenso reichlich von Flüssigkeit durchtränkt wie die plastischen Eiweisskörper (die leimgebende Substanz des Bindegewebes), bald fast vollkommen starr und für Flüssigkeit wenig durchdringlich (Knochen, Knorpel, elastische Substanz, Oberhaut). In ihrem Inhalt führt die thierische Zelle niemals wässerige Lösungen, dagegen scheidet dieselbe öfter wasserreiche Secrete aus (Drüsenzelle).

In der Flüssigkeit der jugendlichen Pflanzenzelle finden sich Sauerstoff, Kohlensäure und Ammoniakgas absorbirt. Das am reichlichsten vorhandene unter diesen Gasen, die in den alternden Pflanzenzellen allmälig verschwinden, ist die Kohlensäure. In den thierischen Organismen finden sich nur der Sauerstoff und die Kohlensäure als nor-

male Zellenbestandtheile. Beide Gase sind bei den höheren Thieren hauptsächlich in gewissen Zellen, in den Zellen des Blutes, vorhanden, und während in den Zellen der Pflanze die Kohlensäure überwiegt, steht in den Zellen des Thieres der Sauerstoff in relativem Uebergewicht.

Einen wesentlichen Bestandtheil des pflanzlichen Organismus bilden die Metalle der Alkalien und alkalischen Erden. Sie sind meist im Zellsafte gelöst, theils an organische Säuren, theils an Mineralsäuren gebunden. Die mit organischen Säuren (Aepfelsäure, Weinsäure u. s. f.) verbundenen Alkalien werden in der Asche der Pflanze als kohlensaure Salze gefunden, da die Pflanzensäuren durch die Sauerstoffaufnahme bei der Verbrennung immer in die sauerstoffreichste Verbindung des Kohlenstoffs, in die Kohlensäure, übergehen, während ihr Wasserstoff sich mit dem Sauerstoff zu Wasser verbindet. Auch die Schwefelsäure der in der Asche enthaltenen schwefelsauren Alkalien ist aus der Oxydation des Schwefels organischer Verbindungen entstanden. Unter den Salzen der Mineralsäuren sind das Chlornatrium, das Chlorkalium und der phosphorsaure Kalk die wichtigsten. Diese Salze fehlen namentlich niemals den jugendlichen Pflanzenzellen und sind hier innig mit den Eiweisskörpern gemengt. Eine Substanz, die immer erst in den alternden Zellen sich ablagert, ist dagegen die Kieselerde. Sie findet sich namentlich in den der Oberfläche zunächst liegenden Schichten und giebt so eine Art von schützendem Panzer ab.

In dem Gehalt der Pflanze an Mineralbestandtheilen existirt eine gewisse Variabilität. So können Natrium und Kalium für einander eintreten, und pflegen die Kalisalze der Landpflanzen in den Seepflanzen durch Natronsalze ersetzt zu sein. Dem Chlor wird in den letztern zuweilen auch Jod substituirt. In allen Pflanzen kann ferner ein Theil des Gehalts an Natronsalzen durch Kali- oder Kalksalze ersetzt werden, und umgekehrt kann an die Stelle des Kalks die Bittererde treten, in allen diesen Fällen folgt aber der Gehalt der Pflanze an Basen dem Gesetze, dass die in denselben enthaltene Anzahl von Sauerstoffatomen constant bleibt*).

Die wesentlichen Mineralbestandtheile der pflanzlichen Zelle sind auch der Thierzelle eigen. Die jugendliche Zelle enthält in beiden Reichen nicht nur dieselben Bestandtheile, sondern auch beide in nahezu denselben Mengeverhältnissen. Nur pflegt in den Pflanzenbestandtheilen das Alkali, in den Thiergeweben die Phosphorsäure zu überwiegen; auch dieser Unterschied fehlt übrigens in der ersten Bildungszeit der Zelle. So lange die Eiweisskörper (das Protoplasma) in der Pflanzenzelle überwiegen, findet man in derselben vorzüglich phosphorsaure Salze; diese treten zurück, und nimmt dagegen das Kali zu, sobald die

*) Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. 7. Aufl. 2 Bde. Braunschweig 1862.

Kohlenhydrate sich zu bilden beginnen. Im Thierorganimus kommen phosphorsaurer Kalk, phosphorsaures Natron und Kali theils als alkalische, theils als saure Salze vor. Die sauer reagirenden Verbindungen NaO, 2 HO. PO_5 und KO, 2HO. PO_5 finden sich im Saft der Muskeln und im Harn, die alkalisch reagirenden Verbindungen 2 NaO, HO. PO_5 und 2 KO, HO. PO_5 in reichlicher Menge im Blute. Der phosphorsaure Kalk ist in den festen Geweben, die er vorzüglich zusammensetzt, in den Knochen und Zähnen, als dreibasisches Salz, 3 Ca PO_5, vorhanden. Wo er in thierischen Flüssigkeiten gelöst vorkommt, da ist er theils als saures Salz (CaO, 2 HO. PO_5 im Harn), theils in freier Kohlensäure oder in organischen Säuren gelöst und meist innig an Albuminate gebunden. Neben dem phosphorsauren Kalk findet sich immer eine kleinere Menge phosphorsaurer Bittererde, und zwar in correspondirenden Verbindungen (3 Mg O. PO_5, im Harn 2 Mg O, HO. PO_5). Endlich sind neben diesen phosphorsauren Salzen stets auch kohlensaurer Kalk und kohlensaure Bittererde anzutreffen, theils in fester Form, theils gelöst in einem Ueberschuss von Kohlensäure. Während im Organismus der Fleischfresser die Menge der kohlensauren Salze sehr gering ist, werden dieselben in ziemlich beträchtlicher Quantität in dem Organismus der Pflanzenfresser erzeugt, in welchem sie aus der Oxydation pflanzensaurer Alkalien entstehen.

Zu den wichtigsten Mineralbestandtheilen des Thierkörpers gehören endlich die Chlorsalze der Alkalien. In Wasser gelöst durchtränken sie alle Zellen und Gewebe. Das Chlornatrium ist das verbreitetste derselben: es ist namentlich Bestandtheil der secernirten Flüssigkeiten und der Intercellularsubstanzen, während das Chlorkalium in überwiegender Menge in der Flüssigkeit der Zelle selbst gelöst ist. Der Gehalt der organisirten Elemente an diesen Salzen ist ein äusserst constanter.

Aus der Zersetzung der Chloride stammt die einzige unorganische Säure, die, neben der Kohlensäure, im freien Zustand im Thierkörper vorkommt, die Chlorwasserstoffsäure. Sie wird, so weit bekannt ist, ausschliesslich von den Zellen der Labdrüsen des Magens gebildet und abgesondert.

§. 14. Vergleichender Rückblick auf die chemische Beschaffenheit der Pflanzen- und Thierzelle.

Die wichtigsten Differenz- und Uebereinstimmungspunkte in dem Chemismus der pflanzlichen und thierischen Zellen lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1) Die Eiweisskörper, die in der pflanzlichen und thierischen Zelle am frühesten auftreten, sind in beiden von gleicher oder ähnlicher Beschaffenheit.

2) Die thierische Zelle erzeugt aus den Eiweisskörpern einige denselben nahe verwandte gewebebildende Stoffe, die der Pflanzenzelle fehlen (Hornsubstanz, leimgebende und elastische Substanz). Beiden gemeinsam sind dagegen die ebenfalls den Eiweisskörpern zunächst stehenden stickstoffhaltigen Schleim- und Fermentstoffe.

3) Weitere Umwandlungsproducte der Eiweisskörper sind stickstoffhaltige Basen, die sowohl im pflanzlichen als im thierischen Organismus vorkommen, in ersterem aber von einer fast mit jeder Species wechselnden, in letzterem von einer bei den verschiedensten Arten constanten Zusammensetzung sind; die Pflanzenbasen sind stärker alkalisch, im Thierorganismus findet sich neben den stickstoffhaltigen Basen eine Reihe stickstoffhaltiger Säuren.

4) An stickstofffreien Substanzen ist der pflanzliche Organismus weit reicher als der thierische; die meisten stickstofffreien Körper, die dem Thier eigen sind, kommen auch in der Pflanze vor (Zucker, Fett, stickstofffreie Säuren), ausserdem besitzt aber die letztere noch eine grosse Zahl ihr eigenthümlicher stickstofffreier Substanzen (Cellulose, Stärke, Gummi, ätherische Oele, Wachsarten, Harze, Pflanzensäuren).

5) Das Wasser, das einen Hauptbestandtheil aller Organismen bildet, ist in der frühesten Zeit in die Eiweisskörper der Zelle sammt den Stoffen, die es gelöst enthält, imbibirt; später bildet es in der Pflanzenzelle besondere Ansammlungen (Zellsaft), im Thierorganismus verbleibt es theils Quellungsmittel der Zelle selbst und der aus ihr entstandenen Gewebe, theils bildet es den Hauptbestandtheil der thierischen Säfte (Blut, Lymphe, Chylus, Secrete).

6) In den jugendlichen Zellen der Pflanze sind in Wasser gelöst die gasförmigen Stoffe Sauerstoff, Kohlensäure und Ammoniak, die thierische Zelle führt nur Sauerstoff und Kohlensäure in nennenswerther Menge, in der Pflanze überwiegt die Kohlensäure, im thierischen Organismus das Sauerstoffgas.

7) Die Thier- und Pflanzenzelle bedürfen beide einer Reihe von Metallsalzen, namentlich der Chloralkalien und der phosphorsauren Salze der Alkalien und alkalischen Erden; beide führen diese Salze in nahezu denselben, die Thierzelle aber in constanteren Mengeverhältnissen als die Pflanzenzelle, und es können in jener weit weniger als in dieser die einzelnen Chloride und Phosphate substituirend für einander eintreten.

3. Aufbau der Gewebe und Organe.

§. 15. Allgemeine Eintheilung der Gewebe und Organe.

Der Keim eines jeden Pflanzen- und Thierorganismus ist eine Zelle. Aus der Zelle entstehen daher alle Gewebe und Organe.

Die Keimzelle zerfällt bei ihrem Wachsthum in eine grössere Anzahl von Zellen. Aus diesen können auf dreifache Weise die Gewebe hervorgehen: erstens durch unmittelbare Aneinanderlagerung der Zellen, zweitens durch Verschmelzung von Zellen, und drittens durch Absonderungen der Zellen. Von diesen drei möglichen Formen der Gewebebildung kommen im Pflanzenreich nur die beiden ersten in erwähnenswerther Weise vor, im Thierreich dagegen sind alle drei Formen der Gewebebildung zu finden.

Häufig vereinigen sich Gewebe, die entweder nur einer oder auch zweien oder selbst dreien der genannten Formen angehören, zu einem in functioneller Beziehung zusammengehörigen Ganzen, das man als Organ bezeichnet.

Die Unterscheidung und Eintheilung der Gewebe beruht ausschliesslich auf anatomischen, die Unterscheidung und Eintheilung der Organe auf physiologischen Gründen. Man classificirt daher die Gewebe nach ihrer Bildung und Structur, die Organe nach ihrer Function.

Aus den complicirten Bedingungen, welche jeder einzelnen Function eines Organismus zu Grunde liegen, erklärt es sich, dass meistens mehrere Gewebe zur Bildung eines Organs zusammentreten. Nur der Pflanze genügt zuweilen ein einziges Gewebe, im Thierleibe gibt es dagegen kein Organ, das nicht aus allen drei Formen der Gewebe zusammengesetzt wäre.

Während Organe natürlich immer aus Geweben entstehen müssen, ist das Umgekehrte nicht gleichfalls richtig: nicht alle Gewebe müssen zu Organen zusammentreten. Organ nennen wir nur einen Complex von Geweben, der eine functionelle Einheit darstellt. Es gibt aber Gewebe, die bloss als Verbindungs- und Unterstützungsmittel von Organen dienen. Im pflanzlichen Organismus kommen solche Gewebe nicht vor. Die feste Cellulosehülle der Zellen und Gefässe macht hier ein getrenntes Hervortreten besonderer Schutz- und Unterstützungsgewebe überflüssig; dagegen gehört im Thierkörper hierher die ganze Reihe der Bindesubstanzgewebe (Bindegewebe, Knorpel, Knochen), die übrigens vielfach auch in die Zusammensetzung von Organen eingehen.

§. 16. Die pflanzlichen Gewebe.

Die Gewebe des Pflanzenorganismus sind:

1) Das Zellengewebe, aus an einander gelagerten Zellen bestehend, die selten nur Gänge oder grössere Räume (Intercellulargänge, Intercellularräume) zwischen sich lassen, welche mit Luft oder Saft gefüllt sind. Im weicheren Parenchym der Pflanzen sind die Zellen nach allen Seiten ungefähr gleichmässig ausgebildet und erhalten dadurch eine kugelige oder polyedrische Form (Parenchymgewebe); im Bast und im Holze wachsen die Zellen zu gestreckten Formen aus, die innig mit einander verwachsen (Prosenchymgewebe).

2) Das Gefässgewebe. Die Elemente dieses Gewebes sind die Gefässe, deren Bildung gleichfalls eine Aneinanderreihung von Zellen

vorausging, wobei aber im Lauf der Entwicklung die Querwände zwischen den an einander gereihten Zellen resorbirt wurden. Die Gefässe sind lange Schläuche, die in Bündel (Gefässbündel) zusammentreten und in den Achsenorganen der Pflanze stets nach der Längsrichtung verlaufen. Die Structur ihrer Wandung entspricht der Structur der Zellenwandung, namentlich aber treten die aufgelagerten Celluloseschichten bald in spiralige, bald in kreisförmige Windungen, bald in netzförmige Geflechte auseinander, und es werden darnach die Hauptformen der Gefässe unterschieden (Spiralgefässe, Ringgefässe, netzförmige Gefässe). Die Gefässe kommen niemals als ausschliessliche Elemente eines Pflanzengewebes vor, sondern zwischen den Gefässbündeln finden sich immer Anhäufungen von Zellen, namentlich von Prosenchymzellen.

§. 17. Die pflanzlichen Organe.

Der pflanzliche Organismus enthält nur zwei Reihen von Organen: die Achsenorgane und die Blattgebilde. Beide sind aus den nämlichen zwei Grundtypen des Pflanzengewebes, aus Zellen und Gefässen, zusammengesetzt, ihr Unterschied besteht bloss in der verschiedenen Anordnung dieser Elemente.

Die Achsenorgane bestehen aus einem Parenchym von Zellen, das in der Längsrichtung von Gefässbündeln durchzogen wird, die bald über das ganze Parenchym zerstreut sind (Monocotyledonen) bald einen oder mehrere Ringe bilden (Dicotyledonen). Die Gefässbündel werden nach aussen, gegen die Rinde hin durch eine Schichte lang gestreckter Prosenchymzellen begrenzt; zwischen den Gefässen und Prosenchymzellen liegt eine Schichte weicher Zellen (Cambium oder Bildungsgewebe), aus deren Verschmelzung noch fortan neue Gefässe sich bilden. Die Zellen des Markes setzen sich zwischen den einzelnen Gefässbündeln in die Zellen der Rinde fort, die hier drei übereinanderliegende Schichten bilden, eine innerste Schichte chlorophyllhaltiger Zellen, eine mittlere, die aus Korksubstanz besteht, und deren Zellen vielfach mit Luft gefüllt sind, und eine äusserste, die Oberhaut, die aus ebenfalls zum Theil mit Luft erfüllten, seitlich fest mit einander verbundenen Zellen zusammengesetzt ist.

Die Blattgebilde sind wie die Achsenorgane aus Zellen und Gefässbündeln gebildet. Die letztern, die aus den Gefässbündeln der Achsenorgane entspringen, treten im Blatt aus einander und nehmen die Zellen zwischen sich; zuweilen vereinigen sich die aus einander getretenen Gefässbündel wieder und bilden ein anastomisirendes Netz. Das Parenchym zwischen den Gefässbündeln besteht aus chlorophyllhaltigen Zellen, die auf beiden Flächen von Oberhautzellen überkleidet sind. Die Oberhautzellen haben, namentlich auf der unteren Seite des Blattes, vielfach Spaltöffnungen zwischen sich, diese führen in Lufträume zwischen den grünen Parenchymzellen, welche Lufträume man wegen ihrer Beziehung zu den respiratorischen Functionen der Pflanze auch als Athmungshöhlen bezeichnet.

Im Wesentlichen als umgewandelte Blattgebilde sind die Blüthenorgane zu betrachten: die Kelch-, Frucht- und Blumenblätter, wie auch die Staubgefässe verhalten sich analog den Blättern des Laubes; das Eichen wie der Pollen entstehen nur durch eine eigenthümliche Wucherung der Parenchymzellen.

§. 18. Die thierischen Gewebe.

Im thierischen Organismus haben wir drei Formen von Geweben zu unterscheiden:

1) Gewebe aus unmittelbarer Aneinanderreihung der Zellen hervorgegangen. Es gehören hierher zunächst die sämmtlichen Oberhautgewebe. In ihnen haben die Zellen meist keine andere Metamorphose erfahren, als wie sie sich aus der dichten Aneinanderlagerung bei nach allen Seiten gleichem Wachsthum erklärt, es kommen also hier die verschiedensten Formen rundlicher, polygonaler und abgeplatteter Formen vor, zuweilen ist auch das Längenwachsthum überwiegend, und es entstehen dann cylindrische Formen. Die Epithelien überkleiden, bald in mehrfach geschichteter, bald in einfacher Lage, die äussere Oberfläche des Körpers, die mit derselben communicirenden Schleimhäute der Verdauungs- und Respirationswege, sowie die abgeschlossenen serösen Säcke. Eine besondere Modification epithelialer Bildung sind die Nägel und die Hornsubstanz: in beiden sind die Zellen schmal, stark verlängert und mit einander zu einem scheinbar fast homogenen Gewebe verwachsen.

Ein Gewebe selbständig gebliebener Zellen, die in der Form mit den Epithelialzellen grosse Aehnlichkeit haben, sind die Zellen des Drüsengewebes. Die Zellen sind der wesentliche secretbildende Bestandtheil der Drüse, in deren Zusammensetzung noch zahlreiche andere Gewebselemente eingehen Die Drüsenzellen behalten gewöhnlich abgerundete, sphärische oder ellipsoidische Formen und eine weichere Beschaffenheit. Häufig gehen die Drüsenzellen sehr schnell zu Grunde, indem sie selbst zu Bestandtheilen des von ihnen gelieferten Secretes werden (Colostrumzellen, Schleimkörperchen), oft persistiren sie länger und gehen dann erst nach ihrem gänzlichen Zerfall in das Secret über.

Die dritte Abtheilung der hierher gehörigen Gewebe bildet das Muskelgewebe. Die Zellen, welche dieses Gewebe bilden, verhalten sich in ihrer Form zu den Zellen des Epithelial- und Drüsengewebes etwa wie die Prosenchymzellen zu den Parenchymzellen der Pflanze. In den Muskeln des Körpers ist das Gewebe der Muskelzellen stets mit andern Gewebselementen, namentlich mit Bindegewebe, innig gemengt. Das Gewebe der Muskelzellen selbst aber zerfällt in zwei Unterabtheilungen, die sich in Structur und Function unterscheiden, in das glatte Muskelgewebe und in das quergestreifte Muskelgewebe.

In dieselbe Kategorie mit dem Muskelgewebe muss das Gewebe der Linsensubstanz gestellt werden. Die Hauptmasse der Krystalllinse besteht aus bandartigen Fasern, den Linsenfasern oder Linsenröhren, von durchsichtiger Beschaffenheit, mit einem Kern in der Mitte; an den peripherischen und weicheren Linsenfasern lässt sich eine dünne

Umhüllungshaut unterscheiden, die centralen sind dagegen gleichmässig erhärtet.

Die Linsenfasern sind ihrer Entwicklung nach als verlängerte Zellen zu betrachten, denn die ganze Linse entsteht bei den meisten Thieren durch eine Wucherung der die Körperbedeckung bildenden Zellen nach innen. Bei denjenigen Thieren, bei welchen die Oberfläche der Haut keine Zellen trägt (wie bei den Arthropoden mit ihrem Chitinpanzer), oder bei welchen die Linse überhaupt sich nicht aus der äussern Haut entwickelt (wie bei den meisten Mollusken), ist auch die Linse nicht aus solchen zu Fasern verlängerten Zellen zusammengesetzt.

Aehnlich den Elementen der Linsensubstanz verhalten sich die Schmelzprismen, die Elemente des Zahnschmelzes. Sie haben zwar ihre Zellennatur gänzlich eingebüsst, indem auch in erweichten Prismen niemals mehr ein Kern sich nachweisen lässt; aber sie sind trotzdem höchst wahrscheinlich aus Epithelzellen, den Cylinderzellen des Schmelzorganes, hervorgegangen und haben also einen analogen Ursprung wie die Linsenfasern. Uebrigens liegt die Entwicklung des Schmelzgewebes noch fast ganz im Dunkeln.

2) Durch Verschmelzung von Zellen entstandene Gewebe. Es gehören hierher zwei Gewebe, bei deren Entwicklung die Bildungszellen sich verlängert haben und dann, nach Resorption ihrer Scheidewände, zu Fasern oder Röhren geworden sind. Diese zwei Gewebe sind das Nervengewebe und die Haargefässe.

Das Nervengewebe ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihm einzelne Bildungszellen nicht bloss nach einer Richtung, sondern nach allen Richtungen gleichmässig wachsen und sich daher in Gestalt nahezu sphärischer Zellen zwischen den aus verschmolzenen Zellen entstandenen Fasern befinden. Das Nervengewebe hat daher zweierlei Elemente: Nervenzellen und Nervenfasern, und nur die letzteren gehören eigentlich in diese Classe der Gewebe, während die ersteren als selbstständig gebliebene Zellen betrachtet werden können. Doch sind die Nervenzellen in 'continuirlichem Zusammenhang mit den Nervenfasern, die letzteren sind die Ausläufer der ersteren oder ihrer Kerne.

Die Haargefässe bilden den einzigen Bereich des Gefässsystems, der aus einem gleichartigen, aus Zellen hervorgegangenen Gewebe besteht. Sie sind ähnlich wie die Nervenfasern durch Längenwachsthum und Aneinanderreihung der Zellen unter Resorption ihrer Querscheidewände entstanden, unterscheiden sich aber von jenen wesentlich in zwei Punkten. Erstens haben die Bildungszellen der Haargefässe eine Neigung Ausläufer sprossen zu lassen, die dann mit einander verwachsen, so dass die Haargefässe immer zu einem in sich zusammenhängenden Netze werden, während die Bildungszellen der Nervenfasern nur nach einer Richtung wachsen und verschmelzen, daher jede einzelne Faser in ihrer ganzen Länge ungetheilt verläuft; eine Verzweigung und zuweilen sogar eine Anastomose kommt bei den Nervenfasern nur innerhalb der peripherischen Organe vor. Zweitens geht den Haargefässen dadurch, dass dieselben in das gesammte Gefässsystem eintre-

ten, ein eigenthümlicher Inhalt verloren, das Protoplasma der Bildungszellen wird durch das circulirende Blut ersetzt, und von der ursprünglichen Zelle ist daher nur die Membran, d. h. die Wandung des Haargefässes, noch übrig.

Ihrer Bildungsweise nach nehmen die elastischen Fasern und Fasernetze zwischen der ersten und zweiten Hauptgruppe der Gewebe eine Mittelstellung ein. Die elastische Faser entsteht nämlich durch das Auswachsen einer Zelle, und indem die Zellen mehrere Ausläufer treiben, die einander entgegenwachsen und mit einander verschmelzen, entsteht ein Fasernetz. Diese Elemente kommen aber nie anders als in Geweben der dritten Gruppe zerstreut vor, wesshalb wir sie zusammen mit diesen betrachten.

3) Gewebe, die durch Ausscheidungen der Zellen entstanden sind. Man kann diese Gewebe auch als Gewebe der Intercellularsubstanz bezeichnen, denn ihr Hauptbestandtheil wird durch die von den Zellen ausgeschiedene oder durch massenhafte Vermehrung der Protoplasmas erzeugte Intercellularsubstanz gebildet. Es gehören hierher sämmtliche Gewebe der Bindesubstanz, unter welche man das eigentliche Bindegewebe, den Knochen und den Knorpel rechnet.

Das Bindegewebe vermittelt die Umhüllung und Verbindung aller Körperorgane. Es tritt in verschiedenen, namentlich in ihrer Cohäsion sehr differenten Formen auf, zeigt aber überall eine übereinstimmende Entwicklungsweise. Jedes Bindegewebe geht aus sphärischen, mit weichem Protoplasma und einem festeren Kern erfüllten Bildungszellen hervor. Diese Bildungszellen sondern eine anfangs homogene, später oft in Lamellen oder Fasern zerfallende Intercellularsubstanz ab, die an Masse immer mehr zunimmt und allmälig eine festere Consistenz bekommt.

Diejenige Form des Bindegewebes, welche diesem ursprünglichen Zustand am nächsten steht, bildet das Gallertgewebe oder Schleimgewebe. Dieses Gewebe, das bei einigen Wirbellosen, z. B. bei vielen Mollusken, einen grossen Theil der Leibessubstanz bildet, findet sich in den Wirbelthieren vorzüglich nur in deren embryonalem Zustand (Wharton'sche Sulze, subcutanes Gewebe). Es besteht aus einer weichen, fast zerfliesslichen Intercellularsubstanz, die zahlreiche Körnchen suspendirt enthält, und in welcher da und dort eckige Zellen mit anastomosirenden Ausläufern vorkommen.

Bei den Wirbelthieren entwickelt sich aus dem Gallertgewebe allgemein das fibrilläre Bindegewebe, so genannt von dem Zerfall der Intercellularsubstanz in feine Fasern oder Fibrillen. Diese Fibrillen sind meist zu grösseren bandartigen Streifen, den Bindegewebsbündeln vereinigt. In dem fibrillären Bindegewebe haben die Zellen noch mehr ihre Form verändert. Durch das Ueberhandnehmen der Grundsubstanz ist ihr ursprüngliches Lumen so weit geschwunden, dass es fast nur

noch den Kern umfasst, dagegen senden sie vielfach Ausläufer, die manchmal anastomosiren und als elastische Fasern und Fasernetze ein feines Röhrensystem darstellen, in welchem die Ernährungsflüssigkeit des 'Gewebes circulirt. Manche Bindegewebszellen nehmen körniges Pigment auf und behalten dann einen grösseren Umfang, in anderen lagert sich Fett ab, sie dehnen sich ebenfalls zu einem beträchtlicheren Umfang aus und erhalten eine kugelige oder ellipsoidische Form. Auch im fibrillären Bindegewebe zeigt die Intercellularsubstanz noch manchfache Unterschiede, als lockeres Bindegewebe bildet es eine lose Ausfüllungs- und Verbindungsmasse, als festes Bindegewebe ist es Hauptbestandtheil der Sehnen oder Bänder, und bildet die Grundlage der äusseren Haut, der serösen und Schleimhäute.

Das elastische Gewebe entsteht immer aus dem fibrillären Bindegewebe. Diese Entstehung geht entweder bloss von den Bindegewebszellen aus und betrifft dann nur einen kleinen Theil des Gewebes, oder sie geht von der Intercellularsubstanz aus und betrifft dann das ganze Gewebe. Die Ausläufer der Bindegewebszellen wandeln sich immer in elastische Fasern um, und diese Elemente finden sich als Fasern und Netze zwischen den Bindegewebsbündeln zerstreut und dieselben umspinnend. Die Umwandlung der Intercellularsubstanz in elastisches Gewebe findet sich sehr allgemein an den Grenzschichten des Bindegewebes. So haben die äussersten unter dem Epithel liegenden Schichten der Haut, der serösen und Schleimhäute, die sogenannten Glashäute der Histologen, eine derartige Umwandlung erfahren. In den elastischen Bändern, die immer noch nebenbei Bindegewebe enthalten, sind einzelne Platten der Grundsubstanz in elastisches Gewebe umgewandelt.

Diesen verschiedenen Stufen, welche das Bindegewebe, insbesondere die Intercellularsubstanz desselben, durchläuft, entspricht eine bestimmte chemische Metamorphose. Das Gallertgewebe besteht nämlich aus einem halbflüssigen Eiweisskörper, das Bindegewebe aus leimgebender und das elastische Gewebe aus elastischer Substanz. Vergl. §. 10.

Das Knochengewebe ist morphologisch dem Bindegewebe am nächsten verwandt. Die Zellen mit ihren Ausläufern werden hier als Knochenhöhlen und Knochenkanälchen bezeichnet, sie haben, ähnlich den Bindegewebszellen und ihren Ausläufern, die Function eines feinsten Gefässsystems, in welchem der Ernährungssaft circulirt. In die Intercellularsubstanz lagert sich eine grosse Menge von anorganischen Verbindungen, namentlich von phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk ab, die dem Gewebe seine grosse Festigkeit geben. Das feine Röhrensystem, das die Knochenhöhlen und Knochenkanälchen bilden, communicirt theils mit den Blutgefässen, welche das die Oberfläche des Knochens überziehende Bindegewebe (das Periost) enthält, theils mit den

Blutgefässen, welche die Knochensubstanz selbst in grösseren dieselbe durchziehenden Kanälen, den Havers'schen Kanälen, enthält. Die harte Intercellularsubstanz ist so geschichtet, dass die Lamellen, in welche sie zerfällt, theils der Oberfläche des Knochens parallel verlaufen, theils ringförmig die Havers'schen Kanäle umgeben.

Das Knochengewebe entsteht immer entweder durch Metamorphose des Bindegewebes oder des Knorpels. Das Bindegewebe geht in Knochengewebe über, indem sich die Bindegewebszellen direct in Knochenzellen umwandeln und die Intercellularsubstanz durch Ablagerung von Kalksalzen erhärtet. Ueber die Umwandlung des Knorpels in Knochen siehe unten.

Das Knorpelgewebe steht in Bezug auf seine Festigkeit in der Mitte zwischen Bindegewebe und Knochen. Morphologisch ist es dadurch charakterisirt, dass in ihm nur eine sparsame Intercellularsubstanz gebildet worden ist, dass dagegen die Zellen eine ansehnliche Grösse behalten und sehr häufig einen Vermehrungsprocess erfahren haben, so dass innerhalb einer grösseren Zelle eine Anzahl kleinerer eingeschlossen ist. Die Knorpelzellen zeigen ferner, sobald die Bildung von Intercellularsubstanz aufhört, eine Neigung zur Verdickung ihrer Membranen, indem sich Schichten aussen auf dieselben ablagern. Die Intercellularsubstanz ist bald homogen (hyaliner Knorpel), bald hat sie sich zu elastischen Fasernetzen verdichtet (Faserknorpel); dieser histologischen Umänderung entspricht eine chemische Metamorphose, ähnlich derjenigen, die das Bindegewebe bei seinem Uebergang in elastisches Gewebe erfährt, indem gleichzeitig die chondringebende Substanz an Menge bedeutend abnimmt und an ihrer Stelle elastische Substanz auftritt.

Man kann die früh eintretende Verdickung der Zellenmembran beim Knorpel als die Ursache der spärlich bleibenden Intercellularsubstanz und der beim endogenen Vermehrungsprocesse stehen bleibenden Lebensthätigkeit der Zellen selbst betrachten. Indem hier jenes feine Kanalsystem, das dem Bindegewebe wie dem Knochen eigen ist, fehlt, wird auch die Zufuhr der Ernährungsflüssigkeiten durch das Gefässsystem überflüssig: der Knorpel ist das einzige Gewebe der Bindesubstanz, das keine Gefässe besitzt.

Der Umwandlung des Knorpels in Knochensubstanz, die während der Entwicklung vielfach auftritt, geht stets ein eigenthümlicher Erweichungsprocess des Knorpels voran, während dessen die Knorpelzellen sich unter endogener Vermehrung bedeutend vergrössern. Dadurch verschmelzen Knorpelkapseln mit einander und bilden Markräume und Markwände, die in ihnen enthaltenen Knorpelzellen lagern sich theils nebst verknöchernder Grundmasse an der Innenwand des Markraumes an, werden von dieser Grundmasse zusammengedrängt, treiben gleichzeitig Ausläufer und werden so zu Knochenzellen, andere erfüllen sich mit Fett und bilden so die Fettzellen des Markes, oder sie werden zu Bindegewebszellen und bilden nebst weich bleibender Grundsubstanz das den Markkanal ausfüllende Bindegewebe, noch andere endlich verschmelzen der Länge nach mit einander und gehen, indem sie mit ausserhalb liegenden Gefässen oder Nerven in Verbindung treten, unter dem Einfluss dieser Verbindung entweder in Gefässe oder in Nerven über. So wird der gefäss- und nervenlose Knorpel zu gefäss-

und nervenhaltigem Knochen. Der ganze Process der Ossification des Knorpels besteht wesentlich in einem Schwinden der erweichenden Grundsubstanz und in einem von den Knorpelzellen ausgehenden Neubildungsprocess. Das so entstandene Knochengewebe ist daher auch nicht eigentlich ein aus dem Knorpel entstandenes Gewebe, sondern vielmehr ein an der Stelle des Knorpels entstandenes Gewebe *).

Unter die Gewebe der dritten Classe hat man zuweilen auch diejenigen Flüssigkeiten des Körpers gerechnet, welche organisirte Elemente enthalten, nämlich das Blut, die Lymphe und den Chylus. In der That verhalten sie sich den Geweben der Bindesubstanz insofern ähnlich, als auch sie aus Zellen und einer, in diesem Fall flüssigen, Intercellularsubstanz zusammengesetzt sind. Aber sie unterscheiden sich wesentlich dadurch, dass bei ihnen die Intercellularsubstanz kein Ausscheidungsproduct der Zellen ist. Insofern aber das Zusammengesetztsein oder Entstandensein aus Zellen ein charakteristisches Merkmal aller Gewebe ist, kann man desshalb auch Blut, Lymphe und Chylus nicht als Gewebe betrachten, sondern bloss als Flüssigkeiten, in welchen organisirte Elemente enthalten sind.

Die einzelnen Gewebe der Bindesubstanz wurden früher als ebenso viele verschiedene Gewebsformen betrachtet. Ihre Zusammenfassung in eine Gruppe verdankt die Wissenschaft den Arbeiten von Reichert und Virchow. Der Erstere machte zuerst auf das analoge Verhalten der Intercellularsubstanz bei den verschiedenen hierher gehörigen Geweben aufmerksam. Der Letztere wies namentlich auf die Aehnlichkeit der Zellen und ihrer Ausläufer und auf die Bedeutung des durch dieselben gebildeten Kanalsystems für die Ernährung dieser Gewebe hin**).

Mehrere der in diesem Paragraphen aufgezählten Gewebsformen, wie das Nerven- und Muskelgewebe, die verschiedenen Drüsen u. s. w., werden wir in der spec. Physiologie noch eingehender zu betrachten haben.

§. 19. Die thierischen Organe.

Die Organe des thierischen Organismus werden immer durch eine Mehrheit von Geweben gebildet, und zwar treten, ähnlich wie es kein pflanzliches Organ ohne die beiden Formen des Pflanzengewebes gibt, so auch stets alle drei Formen thierischer Gewebe zur Bildung von Organen zusammen. Dabei ist jedoch immer eine Gewebsform die prävalirende, d. h. diejenige, durch welche die Hauptfunction des betreffenden Organs bestimmt wird, während die beiden andern Gewebe nur zu Nebenfunctionen oder Hülfsfunctionen in Beziehung stehen. Wir können hiernach die sämmtlichen Organe des thierischen Organismus, den drei Formen der Gewebe entsprechend, in drei Gruppen sondern:

*) H. Müller, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 9.

**) Reichert, vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde, Dorpat 1845. Virchow, Würzburger Verhandlungen Bd. 1 und 2.

1) Organe, deren Hauptfunction durch Gewebe der ersten Form (durch Zellengewebe ohne Intercellularsubstanz) bestimmt ist. Hierher gehören:

a) die Drüsen, die ausser dem eigentlichen Drüsengewebe immer noch Bindegewebe sowie Gefässe und Nerven enthalten. Zu den Drüsen können wir auch die äussere Haut und die Schleimhäute, ja selbst die serösen Häute rechnen: sie sind nur flächenhaft ausgebreitete Absonderungsorgane das wesentliche Gewebe aller dieser Häute ist das Epithel, und es erklärt sich so die nahe Verwandtschaft der Drüsenzellen und der Epithelzellen. Die Drüsen bilden den Mittelpunkt für die Organe der Verdauung, der Absonderung und der Fortpflanzung. Sehr häufig bilden sich als Ausscheidungsproducte der Zellen glashelle Membranen, die dann wesentlich die Form der Drüse bestimmen, und die man desshalb als eigenthümliche Drüsenhäute (membranae propriae) bezeichnet. So entstehen die Formen der balg-, trauben-, schlauch- und röhrenförmigen Drüsen. Auch die Epithelien scheiden häufig glashelle Membranen auf ihrer Oberfläche ab.

b) Die Muskeln, deren Hauptgewebe die glatten oder die quergestreiften Muskelzellen (die Muskelprimitivbündel) sind, und die accessorisch ebenfalls Bindegewebe, Gefässe und Nerven enthalten.

2) Organe, deren Hauptfunction durch Gewebe der zweiten Form (durch Gewebe aus zu Röhren verschmolzenen Zellen) bestimmt ist. Hierher gehören:

a) Die zusammengesetzten Gefässe (Arterien, Venen und Lymphgefässe). Während die Haargefässe als ein einfaches Gewebe zu betrachten sind, das durch Verschmelzung der elastischen Zellenmembranen in der Längsrichtung entstanden ist, wird bei den Gefässen nur die innerste elastische Haut auf diese Weise gebildet. Es entstehen so die ganzen Gefässe lediglich durch Metamorphose von Haargefässen, indem an die letzteren aussen Schichten von Bindegewebe, elastischem Gewebe und von glatter Muskelsubstanz sich anlegen, zugleich aber bleiben in allen grösseren Gefässen auf der Innenfläche jener elastischen innern Gefässhaut Epithelzellen liegen. Diese Epithelzellen sind wahrscheinlich innerhalb der ursprünglich in die Länge wachsenden und verschmelzenden Zellen, welche die innerste Gefässhaut bilden, durch endogene Vermehrung entstanden: ein Theil dieser endogen gebildeten Zellen ging unmittelbar in Blutzellen über, ein anderer bildete das erwähnte Epithel. Die aussen aufgelagerten Membranen zerfallen dann in zwei Schichten: in die mittlere Gefässhaut, die vorwiegend aus Muskelzellen, theils von transversaler, theils von longitudinaler Richtung besteht, und in die äussere Gefässhaut, die aus Bindegewebe und elastischen Fasernetzen zusammengesetzt ist. Beide Schichten sind je nach der Grösse der Gefässe von sehr verschiedener Dicke. Als das wesentlichste unter den die Gefässhäute zusammensetzenden Geweben müssen

wir aber offenbar nach der Bildungsgeschichte die innerste elastische Gefässhaut betrachten, zu der die andern nur als secundäre Auflagerungen hinzukommen. Das Drüsengewebe geht zwar nicht in die Zusammensetzung der Gefässe selbst ein, aber es ist in Gestalt besonderer Organe in das Gefässsystem eingeschoben; so bilden die Lymphdrüsen einen wesentlichen Theil des Lymphgefässsystems, die Blutgefässdrüsen (Milz, Thymus, Schilddrüse, Nebennieren) einen wesentlichen Theil des Blutgefässsystems.

Darauf dass die Innenwand der grössern Gefässe nach Analogie der Haargefässe sich bilde ist man erst neuerdings aufmerksam geworden. Nur für das Herz und die grössten Gefässe, die nicht in andern Geweben dicht eingebettet liegen, lässt sich bis jetzt diese Bildungsweise nicht nachweisen. Hier sind vielmehr vom Anfang an gleichförmige Zellenanhäufungen zu sehen, von denen die innersten Partieen zu Blutzellen werden, während die äussern sich in die verschiedenen Schichten der Gefässhaut metamorphosiren*).

b) Die Organe des Nervensystems. Das wesentliche Gewebe dieser Organe sind die Nervenzellen und die Nervenfasern oder Nervenröhren, die, wie früher geschildert, durch Längsverwachsung von Zellen entstanden sind. Ausserdem gehen Bindegewebe und Gefässe in die Zusammensetzung der sämmtlichen Organe des Nervensystems ein. Das erstere namentlich bildet nicht nur die Hüllen der peripherischen Nerven und der Centralorgane, sondern es bildet auch für die Centralorgane selbst eine Grundsubstanz, in welcher die eigentlich nervösen Elemente eingebettet liegen. Als ein integrirender Bestandtheil des Nervensystems sind die Sinnesorgane zu betrachten. Neben Bindewebe und Gefässen treten bei diesen noch eigenthümliche Epithelformen (die Riechzellen, die Zähnchen des Corti'schen Organs, die Stäbchen und Zapfen der Retina) als Hülfsgewebe auf.

3) Organe, deren Hauptfunction durch Gewebe der dritten Form (durch Bindesubstanzgewebe) bestimmt ist. Die einzigen hierher gehörigen Organe sind die einzelnen Theile des knöchernen Scelettes. Diejenige Form der Bindesubstanz, die hier hauptsächlich in Betracht kommt, ist der Knochen, der wesentlich durch seine Festigkeit die Function der Scelettheile ermöglicht. Als secundäre Gewebe treten dazu in jedem Scelettheil theils die übrigen Bindesubstanzgewebe, Knorpel und Bindegewebe, theils die Gewebe der zweiten Form, Gefässe und Nerven.

Mit dem Scelett innig verbundene Organe sind die Zähne, deren tiefste Substanzlage, das Cement, mit der Knochensubstanz übereinstimmt, während ihr Hauptgewebe, das Zahnbein, sich als eine eigenthümliche, sehr erhärtete Form von Knochengewebe betrachten lässt. Dazu kommt aber dann als eine fremd-

*) Billroth, Untersuchungen über die Entwicklung der Blutgefässe, Berlin 1856. Kölliker, Gewebelehre, 3. Aufl. S. 606.

artige Auflagerung der Schmelz mit dem Schmelzoberhäutchen, der nicht wie Cement und Zahnbein unter die Bindesubstanzgewebe zu rechnen ist, sondern unter die Gewebe der ersten Form wahrscheinlich gezählt werden muss.

Denjenigen Complex mehr oder minder gleichartiger Organe, der zu einer complicirten Function zusammentritt, bezeichnet man als ein System. Die Systeme, die sich im Thierkörper unterscheiden lassen, sind folgende: 1) das Eingeweidesystem (das man auch als Drüsensystem bezeichnen könnte), 2) das Muskelsystem, 3) das Gefässsystem, 4) das Nervensystem, 5) das Knochensystem.

Es sind dies im Ganzen diejenigen Systeme, welche die beschreibende Anatomie unterscheidet. Davon begreift das Eingeweide- und Muskelsystem in sich die Organe der ersten Gruppe, das Gefäss- und Nervensystem die Organe der zweiten Gruppe, endlich das Knochensystem die Organe der dritten Gruppe.

4. Allgemeine Eigenschaften der organischen Gewebe.

§. 20. Aggregatzustand.

Alle organischen Gewebe sind theils unmittelbar aus Zellen zusammengesetzt theils aus Umwandlungsproducten und Ausscheidungen der Zellen hervorgegangen. Von dieser ihrer Structur sind die physikalischen Eigenschaften der Gewebe wesentlich abhängig. Der Hauptbestandtheil der Zelle ist in ihrer früheren Bildungszeit das Protoplasma. Das Protoplasma ist eine Substanz, die weder vollkommen fest noch flüssig genannt werden kann, sie ist weich, leicht jeder Gestaltänderung fähig, dabei aber bis zu einem gewissen Grade elastisch und daher nach jeder Formänderung, die eine äussere Kraft bewirkt, geneigt wieder in ihre ursprüngliche Form zurückzukehren. Doch herrschen in dem Grad ihrer Consistenz noch ziemlich grosse Abstufungen: bald ist das Protoplasma ein halbflüssiger Brei, bald eine zähe, schwer seine Form verändernde Masse.

Alle Pflanzen- und Thiergewebe bestehen in einer frühen Zeit der Entwicklung aus dicht an einander gereihten Zellen. Die Gewebe selbst haben daher ganz die Eigenschaften jenes Hauptbestandtheils der jugendlichen Zelle, des Protoplasmas, sie sind äusserst weich, von einer halbflüssigen oder breiähnlichen Consistenz.

Die pflanzlichen Gewebe überschreiten sehr schnell diese Stufe, indem in kürzester Zeit die Cellulosemembran entsteht, die sich fortan verdickt und dadurch für das ganze Gewebe ein starres Gerüste bildet, in welchem die flüssigeren Theile durch solide Wandungen von einander getrennt sind.

Weit länger verbleiben die thierischen Gewebe in einem jener er-

sten Bildungsstufe sich nähernden Zustand, und ihre spätere Verdichtung unterscheidet sich wesentlich von der Verdichtung der pflanzlichen Gewebselemente. Während nämlich hier der Verdichtungsprocess bloss in der Entstehung und Verdickung der Zellenwandungen besteht, wobei der Zelleninhalt oft sogar eine flüssigere Consistenz annimmt als vorher, betrifft dort der Verdichtungsprocess ausserdem sowohl den Zelleninhalt wie die Intercellularsubstanz, und die Verdichtung des Inhaltes und der Intercellularsubstanz ist sogar in der Regel von grösserer Bedeutung als die Verdichtung der Membran.

Die in §. 18 aufgezählten Gewebe des Thierkörpers unterscheiden sich nach den Gruppen, in die wir sie classificiren, auch rücksichtlich des Bestandtheils der Zelle, der vorwiegend von der Verdichtung betroffen wird.

1) Bei den aus der blossen Aneinanderreihung der Zellen hervorgegangenen Geweben (Epithelial-, Drüsen- und Muskelgewebe) betrifft die Verdichtung wesentlich den Zelleninhalt.

2) Bei den aus der Verschmelzung der Zellen zu Röhren entstandenen Geweben (Nerven- und Capillargewebe) betrifft die Verdichtung die Zellenmembran.

3) Bei den durch Vermehrung und Ausscheidung des Zelleninhaltes gebildeten Geweben (Bindesubstanzgewebe) betrifft die Verdichtung hauptsächlich die Intercellularsubstanz.

Wie die thierische Zelle in Bezug auf ihre Zusammensetzung minder tiefgreifende Metamorphosen erfährt als die Pflanzenzelle, so erhalten sich auch die thierischen Gewebe meistens jene weichere Consistenz, die einer früheren Bildungsstufe entspricht. In den pflanzlichen Geweben wird die Verschiedenheit der Consistenz hauptsächlich durch die Dicke der Cellulosemembran bestimmt, mit der sich die Zellen und Gefässe umgeben. Das Mark, dessen Zellmembranen wenig oder gar keine Verdickungsschichten besitzen, ist daher von der weichsten Beschaffenheit, ebenso sind die Blattgebilde, die aus jüngeren Zellen und Gefässen zusammengesetzt sind, von geringerer Festigkeit als die Rinde der Achsenorgane. Die letztere wird aber wieder übertroffen durch das Holz, dessen Elemente die dicksten Celluloseschichten besitzen.

Unter den thierischen Geweben der ersten Gruppe erreicht das Epithelialgewebe der äusseren Haut durch die Verhornung des Zelleninhaltes eine beträchtliche Festigkeit, während in den Epithelzellen der Schleimhäute und in den Drüsenzellen, ebenso in den Muskelzellen der Inhalt und daher auch das ganze Gewebe eine weichere Beschaffenheit behält. Bei den Geweben der zweiten Gruppe, den Nervenfasern und Haargefässen, ist der Inhalt vollkommen flüssig und läuft daher aus, sobald die Continuität der Membran unterbrochen wird, diese aber bekommt hier einen hohen Grad der Festigkeit. Den Gefässen analog verhalten sich die elastischen Fasern, auch sie sind Röhren mit flüssigem Inhalt und einer festen Umhüllung, nur ist an ihnen das Lumen der Röhre von verschwindender Kleinheit. Bei den Geweben der dritten Gruppe endlich ist die Consistenz ganz und gar abhängig von der Intercellularsubstanz. Diese hat alle Grade der

Festigkeit von der beinahe zerfliesslichen Masse des Gallertgewebes an bis zur Dichtigkeit der Knochensubstanz.

Die physikalische Beschaffenheit der Pflanzen- und Thiergewebe nähert sich nur an ihren äussersten Grenzen der physikalischen Beschaffenheit sonstiger Körper. An der einen Grenze ist das Gewebe eine consistente Flüssigkeit, an der andern ein fester Körper von der Dichte eines Minerals: aber zwischen diesen Extremen liegt eine Reihe von Zuständen, auf welche die den anorganischen Körpern angepassten Bezeichnungen der Aggregatzustände nicht passen, und gerade diese Gewebe, die zwischen dem festen und flüssigen Zustand die Mitte halten, sind für die eigenthümlichen Functionen der Organismen von besonderer Wichtigkeit. In der unorganischen Natur kommt entweder der flüssige oder der feste Aggregatzustand vor, oder es findet sich Flüssigkeit in den Poren eines festen Körpers eingeschlossen, aber niemals hat hier die ganze Masse eines Körpers jene gleichmässige Beschaffenheit, die weder fest noch flüssig genannt werden kann. Wir müssen desshalb für die organischen Gewebe einen mittleren Aggregatzustand aufstellen, den wir als den fest-flüssigen bezeichnen können.

Dieser eigenthümliche Aggregatzustand ist weniger in dem Wassergehalt der Gewebe begründet, als in der besonderen Art, wie das Wasser in denselben enthalten ist. Auch die festen unorganischen Körper sind zuweilen reich an Wasser: aber es ist dann das Wasser entweder chemisch gebunden (als sogenanntes Hydrat- und Krystallwasser) und bildet mit der Substanz des Körpers eine feste Verbindung, oder das Wasser ist in Poren, in Substanzlücken des Körpers enthalten. Der Aggregatzustand der organischen Gewebe hält zwischen diesen beiden Fällen die Mitte. Das Wasser ist nicht chemisch an die Gewebe gebunden, eben so wenig wie an die Substanz der porösen Körper. Aber die Wasserentziehung hat auf das Gewebe einen weit intensiveren Einfluss als auf den porösen Körper. Der Aggregatzustand des letzteren wird nämlich nicht durch den Wassergehalt und daher auch nicht durch die Wasserentziehung geändert, das Gewebe aber geht, wenn es seines Wassers beraubt wird, aus dem fest-flüssigen in den festen Zustand über. Es erklärt sich dies daraus, dass in den Geweben das Wasser zwar wie in den porösen Körpern in den Zwischenräumen der festen Theile enthalten ist, dass aber diese wassererfüllten Zwischenräume in dem porösen Körper grössere Substanzlücken zwischen zusammenhängenden Molecülen fester Masse darstellen, während in dem Gewebe das Wasser wahrscheinlich in die äusserst feinen Zwischenräume zwischen die einzelnen Molecüle selbst eindringt. Die organischen Gewebe lassen sich somit definiren als Körper, deren Molecularzwischenräume von tropfbarer Flüssigkeit erfüllt sind.

Die nächste Aehnlichkeit mit der physikalischen Beschaffenheit organischer Gewebe hat z. B. ein mit Wasser durchkneteter Thon. Doch bleibt hier der

grosse Unterschied, dass der Thonbrei aus einer Anzahl getrennter Körnchen besteht, zwischen welche sich das Wasser imbibirt, dass er also gar nicht ein einziger Körper, sondern aus einer Anzahl sehr kleiner Körper zusammengesetzt ist, die in Wasser suspendirt sind. Dieser Beschaffenheit entspricht nur etwa das Protoplasma auf seiner frühesten Bildungsstufe. Dagegen besitzen die ausgebildeten Gewebe immer eine feste Form, welche durch die Wasseraufnahme nicht wesentlich modificirt wird. Während die einzelnen Thonkörnchen vom eingedrungenen Wasser beliebig weit auseinandergerissen werden können, kann dasselbe die Molecularzwischenräume organischer Gewebe niemals so ins Unbegrenzte erweitern, sondern das Gewebe behält immer noch eine Beschaffenheit, bei welcher die Anziehungskräfte der einzelnen Molecüle auf einander merklich wirksam sind. Die Gewebe haben daher eine gewisse Verwandtschaft mit den Lösungen. Auch in einer Salzlösung befindet sich das Wasser in den Zwischenräumen der Salzmolecüle. Aber auch die Lösung verhält sich darin wesentlich verschieden, dass sobald einmal hier die Cohäsion der festen Molecüle überwunden ist, ins Unbegrenzte weiteres Wasser aufgenommen werden kann. Die Lösung besteht in einer Verflüssigung fester Theile, die Wasseraufnahme thierischer Gewebe in einem Binden von Wasser an feste Theile. Der Beweis dafür, dass die Gewebe im Allgemeinen feste Körper mit wassererfüllten Molecularzwischenräumen sind, liegt hauptsächlich in deren physikalischen Eigenschaften, namentlich in ihrer im Verhältniss zu dem Wassergehalt meist sehr grossen Cohäsion und vollkommenen Elasticität. Jene Zwischenräume haben übrigens ohne Zweifel eine sehr verschiedene Grösse, und hieraus erklärt sich wohl hauptsächlich die so äusserst verschiedene Festigkeit und Consistenz der Gewebe.

§. 21. Quellungsfähigkeit und specifisches Gewicht.

Man bezeichnet die Eigenschaft der organischen Gewebe Wasser in die Zwischenräume ihrer Molecüle aufzunehmen als die Fähigkeit der Imbibition oder Quellung. Jedes Gewebe hat ein Imbibitionsmaximum, d. h. es gibt eine Grenze, von wo an das Gewebe kein Wasser mehr aufnimmt. Die Quellungsfähigkeit vermindert sich, wenn das Wasser feste Theile aufgelöst enthält, vorausgesetzt, dass die aufgelösten Stoffe nicht chemisch verändernd auf das Gewebe einwirken. Damit hängt zusammen, dass die Gewebe das imbibirte Wasser inniger festhalten als die in dem Wasser gelösten Salze. Wenn man daher ein von einer Lösung imbibirtes Gewebe auspresst, so ist die zuerst erhaltene Flüssigkeit, wie Ludwig nachgewiesen hat, concentrirter als diejenige, die zuletzt und mit grösserer Gewalt ausgepresst wurde. Die organischen Gewebe sind immer mit Lösungen theils unorganischer Salze theils organischer Stoffe imbibirt. Niemals aber wird dabei das für die betreffende Lösung mögliche Imbibitionsmaximum erreicht. Das Gewebe kann also von der es erfüllenden Lösung immer noch mehr aufnehmen, als es schon enthält.

Als Quellungsverhältniss bezeichnet man diejenige Gewichtsmenge, welche von der Gewichtseinheit des imbibitionsfähigen Körpers

im Maximum aufgenommen werden kann. Das Quellungsverhältniss verändert sich mit der Beschaffenheit des quellenden Gewebes, der Flüssigkeit und der Temperatur. Im Allgemeinen nimmt dasselbe ab mit der Concentration der Flüssigkeit und zu mit der Temperatur.

Liebig hat die Imbibition der trockenen Harnblase vom Ochsen in Wasser und in Kochsalzlösung verschiedener Concentration untersucht und Folgendes gefunden:

100	Theile	Harnblase	imbibiren	310	Theile	Wasser		
„	„	„	„	288	„	Kochsalzlösung	von	9 pCt.
„	„	„	„	235	„	„	„	13,5 pCt.
„	„	„	„	218	„	„	„	18 pCt.

Nach Cloëtta bleibt, wenn man ein Gemenge von Kochsalz- und Glaubersalzlösung anwendet, das Quellungsverhältniss des Kochsalzes ziemlich unverändert, dasjenige des Glaubersalzes aber wird herabgedrückt.

Getrocknete Gewebe haben die Eigenschaft der Imbibition im höchsten Grade, sie sind hygroskopisch, d. h. sie imbibiren die Wasserdünste der Atmosphäre.

Viele organische Stoffe, die nicht selbst Gewebe sind, aber aus Zellen oder Geweben entstehen, wie Eiweiss, Gummi, Stärke, haben ebenfalls die Eigenschaft Wasser zu imbibiren. Auch die sogenannten Lösungen dieser Stoffe sind vermuthlich nicht wahre Lösungen, sondern bestehen aus den aufgequollenen kleinsten Theilchen dieser Substanzen, die dann im Ueberschuss des Wassers suspendirt sind. Graham hat alle diese Substanzen, die in ihrem Hydratzustand gallertig sind, sich aber in weiterem Wasser nur vertheilen, nicht lösen, als Colloidsubstanzen bezeichnet und sie den Krystalloidsubstanzen (den krystallisirbaren unorganischen Stoffen) gegenübergestellt*).

Da die Gewebe Wasser mit grösserer Intensität imbibiren als die in Wasser gelösten Salze, so ist die imbibirte Flüssigkeit immer weniger concentrirt als die zur Imbibition dargebotene, und zwar wird der Unterschied im Allgemeinen mit steigender Concentration der äussern Flüssigkeit grösser. Nach Cloëtta bleibt das Verhältniss der Dichtigkeiten beider Flüssigkeiten beim Kochsalz ziemlich constant, beim Glaubersalz nimmt es dagegen merklich ab mit wachsender Concentration**).

Vorzüglich wegen ihres Wasserreichthums ist das specifische Gewicht der organischen Gewebe ein sehr niedriges. Es erhöht sich daher bei der Eintrocknung. Auch das specifische Gewicht der getrockneten organischen Gewebe ist aber niedriger als dasjenige der meisten Mineralien, da die organischen Substanzen, welche das Gewebe zusammensetzen, schon an sich specifisch leicht sind. Die wichtigsten unter diesen Substanzen sind die Cellulose, die Eiweisskörper nebst ihren directen Abkömmlingen und die Fette. Von diesen Bestandtheilen sind die Fette leichter, die übrigen nur wenig schwerer als Wasser. So kommt es, dass unter allen thierischen Geweben das an Mineralbestand-

*) Graham, Ann. der Chemie und Pharmacie, Bd. 121.

**) Ludwig, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Fick, med. Physik, Cap. 2.

theilen reichste, der Knochen, das höchste und das an Fetten reichste, die Nervensubstanz, das kleinste specifische Gewicht besitzt.

Die Angaben über die specifischen Gewichte der Gewebe sind noch sehr schwankend. Offenbar kommen namentlich Verschiedenheiten nach Alter und Individualität vor. Folgendes sind ziemlich zuverlässige Mittelzahlen für die wichtigsten Gewebe des menschlichen Körpers:

Knochen: 1,09	Arterie: 1,06
Elastisches Gewebe (Sehne): 1,12	Vene: 1,05
Muskel: 1,05	Nerv: 1,04.

§. 22. Cohäsion.

Auch die Cohäsion der organischen Gewebe ist im Allgemeinen eine geringere als diejenige unorganischer Körper. Unter den thierischen Geweben ist sie am höchsten für die Knochen, am kleinsten für die drüsigen Organe und das Gehirn. Beträchtlicher ist die Cohäsion der peripherischen Nerven. Sie rührt aber nicht eigentlich von den Nervenfasern, sondern von deren bindegewebiger und elastischer Umhüllung (dem Neurilemma) her. Da die letztere relativ stärker wird, je mehr der Nerv sich verzweigt, so nimmt auch die Cohäsion mit der Verzweigung der Nerven zu: sie ist an den feinsten Haut- und Muskelnerven grösser als an den Nervenstämmen.

Die Cohäsion der Gewebe ist um so kleiner, je grösser ihr Wassergehalt. Mit der Austrocknung wächst daher die Cohäsion beträchtlich, und die Reihenfolge, welche die Gewebe nach ihrer Cohäsion bilden, stimmt ungefähr überein mit der Reihenfolge, in welche sie nach ihrem Wassergehalt zu stellen sind. Sie ist folgende: Knochen, Sehnen, Nerven, Muskeln, Venen, Arterien, Darmhäute, Drüsen, Gehirn.

In einem früheren Bildungszustand der Gewebe ist, zusammenhängend mit dem grösseren Wasserreichthum, die Cohäsion derselben geringer als später, dagegen nimmt ebenso das alternde Gewebe fast immer wieder an Cohäsion ab, obgleich hier der Wassergehalt meist nicht vergrössert, sondern verringert wird. Diese Cohäsionsabnahme des Alters, die im Thierleibe namentlich die Knochen und Muskeln trifft, muss daher auf eine Veränderung der das Gewebe zusammensetzenden festen Substanzen bezogen werden.

Man misst die Cohäsion, d. h. die Eigenschaft eines Körpers einer äussern Gewalt, die ihn zu trennen strebt, Widerstand zu leisten, durch die Cohäsionsgrenze, d. h. durch diejenige Kraft, die gerade hinreichend ist, um den Körper zu zerreissen. Es ist nun aber die Gewichtskraft, deren man zum Zerreissen eines Körpers bedarf, um so grösser, je grösser der Querschnitt des Körpers ist. Man bezieht daher die Cohäsion, wo es sich um Vergleichung verschiedener Körper handelt, immer auf eine bestimmte Einheit des Querschnitts, und nennt sonach Cohäsion dasjenige Gewicht in Kilogrammen, das, wenn es auf einen Körper von 1 Quadratmillimeter Querschnitt einwirkt, den Zusammenhang desselben aufhebt.

Folgende Mittelzahlen ergeben sich für die Cohäsion der wichtigeren Gewebe aus den Messungen von Wertheim*):

Knochen: 7,76	Nerv: 0,93
Sehne: 6,94	Arterie: 0,16
Muskel: 0,054	Vene: 0,12.

Wie beträchtlich die Abnahme der Cohäsion mit dem Alter bei der Muskelsubstanz ist, ergibt sich aus folgenden Zahlen:

Alter in Jahren	Cohäsion in Kilogr.
1	0,07
30	0,026
74	0,017.

Eine allmälige Abnahme erfährt die Cohäsion der Gewebe nach dem Tode in Folge der Fäulniss. Diese Abnahme macht sich bei den einzelnen Geweben in sehr verschiedener Zeit geltend. Am frühesten tritt sie bei der Muskelsubstanz (schon zwei Tage nach dem Tode) ein.

§. 23. Elasticität.

Aehnlich der Cohäsion verhält sich die Elasticität der Gewebe. Die feuchten Gewebe haben sämmtlich eine sehr kleine Elasticität, d. h. sie setzen äusseren formändernden Kräften nur einen geringen Widerstand entgegen. Die weichen wasserreichen Gewebe, wie das Gehirn, die Drüsen und fast alle Gewebe in einem früheren Bildungszustand, besitzen zugleich eine unvollkommene Elasticität, d. h. sie kehren, nachdem die äussern formändernden Kräfte aufgehört haben zu wirken, nicht mehr vollkommen zu ihrer frühern Form zurück. Die meisten ausgebildeten Gewebe dagegen, namentlich die Muskelsubstanz und das elastische Gewebe (das eben von dieser Eigenschaft seinen Namen trägt), sind sehr vollkommen elastisch, die formändernden Kräfte müssen schon bedeutend sein, um, wenn sie aufhören zu wirken, eine bleibende Formänderung zu hinterlassen.

Während man mit Cohäsion den Widerstand eines Körpers gegen seine Trennung bezeichnet, nennt man Elasticität seinen Widerstand gegen jede Formänderung. Die Grösse dieses Widerstandes misst man nach der Grösse der Formänderung, welche eine bestimmte äussere Kraft dem Körper zu geben vermag. Die Elasticität eines Körpers ist also gross, wenn beträchtliche Kräfte nöthig sind, um seine Form zu ändern, sie ist klein, wenn er schon durch geringe Kräfte eine bedeutende Formänderung erfährt. Davon verschieden ist die Vollkommenheit der Elasticität, unter welcher man das Streben eines Körpers seine ursprüngliche Form wieder herzustellen versteht. Die Elasticität des Bleis ist z. B. gross aber unvollkommen, die Elasticität des Kautschuk klein aber vollkommen.

Da man unter Elasticität überhaupt die Kraft des Widerstands gegen Formänderungen versteht, so kann man die Elasticität der Körper nicht bloss messen, indem man sie durch Gewichte dehnt, sondern auch indem man sie zusammen-

*) Wertheim, annales de chimie et de physique, 3me série, t. XXI, 1847.

drückt oder in longitudinale oder transversale Schwingungen versetzt. Die Widerstände gegen Dehnung, Zusammendrückung oder gegen schwingungerregende Kräfte verhalten sich natürlich gleich. Je weniger ein Körper dehnbar ist, um so schwieriger lässt er sich auch zusammendrücken, und um so rascher vibrirt er, wenn man ihn in Schwingung versetzt, um seine Gleichgewichtslage.

Die starren, wasserarmen Pflanzen- und Thiergewebe, wie das Holz, die Knochensubstanz, die eine grosse Elasticität besitzen, verhalten sich dehnenden Gewichten gegenüber ebenso wie die starren unorganischen Körper: die Verlängerungen, welche sie durch die Gewichte erfahren, sind nämlich den Gewichten proportional. Die weichen Gewebe von kleiner, obgleich oft vollkommener Elasticität dagegen verhalten sich anders: bei ihnen sind die durch grosse Gewichte erzeugten Dehnungen verhältnissmässig geringer als diejenigen Dehnungen, die durch kleine Gewichte hervorgebracht werden.

Die Ursache dieser Erscheinung liegt allein in der grösseren Dehnbarkeit der weichen Gewebe, vermöge deren sie schon durch kleine Gewichte so grosse Dehnungen erfahren, wie sie bei den starren Körpern gar nicht möglich sind, weil bei diesen viel früher die Cohäsionsgrenze bereits überschritten wird. Die Anwendung beträchtlicher Gewichtsunterschiede lässt jedoch auch bei den starren Körpern schon eine Abweichung von dem Gesetz der Proportionalität der Dehnungen mit den Gewichten erkennen, die nach derselben Richtung stattfindet wie bei den weichen Geweben.

Das Gesetz der elastischen Formänderungen lässt sich daher für alle Körper, die weichen organischen Gewebe mit eingeschlossen, folgendermassen darstellen. Man errichte auf horizontalen Abscissen, welche die formändernden Kräfte (die Gewichte) bedeuten, senkrechte Ordinaten, welche die ihnen entsprechenden Formänderungen ausdrücken: so werden innerhalb enger Grenzen der Dehnungen gleichen Abscissenzunahmen gleiche Ordinatenzunahmen entsprechen, innerhalb weiterer Grenzen aber werden die Ordinaten nicht mehr im gleichen Verhältniss mit den Abscissen, sondern langsamer wachsen. So weichen z. B. in der Curve A B die Ordinaten (die Dehnungen) von A bis a nicht merklich von der Proportionalität mit den Abscissen (den Gewichten) ab, dieses Stück der Curve nähert sich daher sehr einer geraden Linie. Betrachtet man aber ein grösseres Stück A b, so nehmen hier die späteren Ordinaten nicht mehr proportional sondern langsamer zu, die Curve wird daher gekrümmt und kehrt ihre Concavität gegen die Abscissenaxe. Der Unterschied zwischen den starren Körpern und den weichen Geweben besteht nun allein darin, dass wir bei jenen auch bei den stärksten Belastungen auf das kleine Stück A a ihrer Dehnungscurve beschränkt

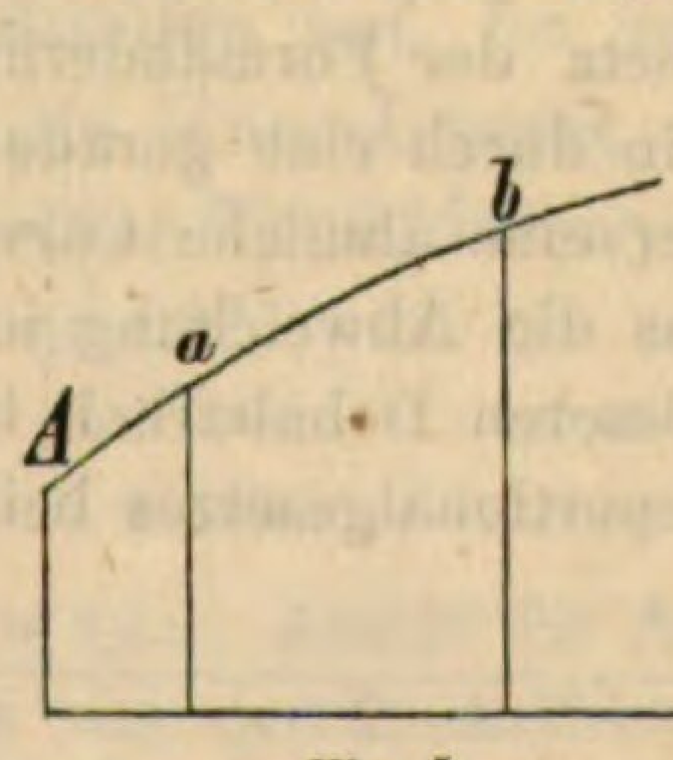


Fig. 5.

bleiben, während wir bei den letzteren schon durch kleine Belastungen diese Grenze überschreiten.

Während für engere Grenzen der Formänderung die Abhängigkeit der Dehnungen von den Gewichten durch eine gerade Linie dargestellt wird, stimmt dieselbe innerhalb weiterer Grenzen mit einer Hyperbel überein. Für die starren Körper genügt im Allgemeinen die gerade Linie, für die weichen Gewebe die Hyperbel. Wo die Formänderungen sehr bedeutend sind, genügt aber selbst die Hyperbel nicht mehr, sondern man muss eine Curve dritten, vierten Grades u. s. f. nehmen, um das Gesetz der Formänderungen auszudrücken.

Die organischen Gewebe zeigen, abgesehen von der bedeutenderen Formänderung, deren sie fähig sind, noch ein andres Phänomen, durch welches sie sich vor den unorganischen Körpern auszeichnen. Es besteht dies darin, dass sie, nachdem eine äussere Kraft momentan eine bestimmte Formänderung erzeugt hat, noch längere Zeit langsam in derselben Richtung ihre Form zu verändern fortfahren. Wenn man also ein Gewebe durch ein Gewicht gedehnt hat und nun das Gewicht an dem Gewebe hängen lässt, so erfährt das letztere eine nachträgliche Dehnung, die immer langsamer verläuft und nach Tagen und selbst nach Monaten noch nicht völlig ihr Ende erreicht hat. Man bezeichnet diese nachträgliche Formänderung als elastische Nachwirkung. Auch dieses Phänomen kommt an jedem elastischen Körper vor: nur ist die Nachwirkung an den starren Körpern viel geringer und erreicht viel schneller ihr Ende als an den weichen Geweben. Wahrscheinlich ist diese Abweichung ebenfalls allein von der grösseren Dehnbarkeit der Gewebe abhängig *).

Dasjenige Gewicht, welches einen Körper von 1□ Mm. Querschnitt und 1 Meter Länge um 1 Meter verlängern würde (vorausgesetzt, dass eine so bedeutende Formänderung nicht die Cohäsionsgrenze überstiege), nennt man den Elasticitätscoëfficienten des Körpers. Die folgenden Zahlen geben die unter dieser Voraussetzung erhaltenen Elasticitätscoëfficienten einiger der wichtigeren Gewebe von der Belastung 0 aus

Knochen: 2264	
Sehne: 1,6693	Muskel: 0,2734
Nerv: 1,0905	Arterie: 0,0726.

Wie klein der Elasticitätscoëfficient der Gewebe ist, fällt in die Augen, wenn man erwägt, dass derselbe z. B. für Gussstahl = 19881 gefunden wurde.

Die eigenthümlichen Verschiedenheiten in den Elasticitätsverhältnissen der organischen Gewebe von den starren unorganischen Körpern wurden zuerst von Ed. Weber an der Muskelsubstanz entdeckt und dann von Wertheim an den übrigen Geweben nachgewiesen. Beide, sowie auch später noch Volkmann, hielten jedoch diese Verschiedenheit für eine specifische; sie glaubten, das Gesetz der Formänderungen werde für die starren unorganischen Körper allgemein durch eine gerade Linie, für die organischen Gewebe durch eine Hyperbel oder eine ähnliche Curve ausgedrückt. Dass diese Anschauung unrichtig ist, und dass die Abweichung in den Elasticitätserscheinungen der Gewebe nur auf ihrer grösseren Dehnbarkeit beruht, habe ich durch die Vergleichung der Grenzen des Proportionalgesetzes bei unorganischen und organischen Körpern nachgewiesen*).

*) W. Weber, Poggendorff's Annalen, Bd. 20, 1836.

**) Ed. Weber, Muskelbewegung, Wagner's Handwörterbuch der Physiolo-

§. 24. Optische Eigenschaften.

Alle organischen Gewebe besitzen ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen als das Wasser. Messungen über das Brechungsvermögen der verschiedenen Gewebe sind nicht ausgeführt. Doch können wir auf den relativen Brechungsindex derselben aus den Contouren schliessen, welche ihre Begrenzungen bei mikroskopischer Beobachtung zeigen. So unterscheiden wir schon die Bestandtheile der Zelle, Membran, Inhalt, Kern u. s. w. lediglich durch ihr verschiedenes Brechungsvermögen. Wenn zwei Gewebsbestandtheile von gleichem Brechungsvermögen an einander grenzen, so ist optisch kein Unterschied derselben wahrzunehmen. Alle Gewebe, deren Bestandtheile keinen merklich verschiedenen Brechungsindex besitzen, erscheinen daher homogen. Unter den in die Zusammensetzung der Gewebe eingehenden Stoffen brechen die flüssigen Fette das Licht am stärksten. Ein ebenfalls starkes Brechungsvermögen besitzen die elastische und Hornsubstanz. Von ziemlich gleicher Brechkraft sind sodann die eiweissartigen Körper, die leimgebenden Intercellularsubstanzen, die Schleimstoffe. Die geringste Brechkraft besitzen endlich jene wässerigen Lösungen, welche die Vacuolen der Pflanzenzellen erfüllen und das Plasma der thierischen Säfte bilden.

In dünnen Schichten erscheinen die meisten Pflanzen- und Thiergewebe farblos. Lässt man dagegen dickere Schichten durchstrahlen, so werden einzelne Farbestrahlen in merklich stärkerem Grad absorbirt als andere. Die pflanzlichen Gewebe haben nach Sachs die Eigenschaft vorzugsweise die brechbarsten Strahlen zu absorbiren, sie erscheinen daher bei zunehmender Dicke zuerst gelb und endlich roth *). Auch für die thierischen Gewebe scheint die nämliche Regel zu gelten. Das Epithelialgewebe, der Knorpel erscheinen in dickeren Schichten gelblich. Die meisten andern Thiergewebe führen Blut, dem sie ihre Färbung verdanken. Viele Gewebe des Pflanzen- und Thierreichs endlich erhalten durch in ihnen abgelagerte Farbstoffe ihre besonderen Färbungsn. Wo solche intensivere Färbungen existiren, werden in der Regel manche Strahlen ganz ausgelöscht, in dem Spektrum des durchstrahlten Körpers fehlen dann entweder einzelne Theile, oder es treten in demselben dunkle, den Fraunhofer'schen Linien ähnliche Streifen auf. So zeigt das Chlorophyll dunkle Streifen im Grün und Blau, in einer Lösung des rothen Blutfarbstoffs bemerkt man ebensolche im gelben Theil des Spektrums, zwischen den Fraunhofer'schen Linien D und E.

gie, Bd. 3, Abth. 2. Wertheim, a. a. O. Volkmann, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1859. Wundt, die Lehre von der Muskelbewegung, Braunschweig 1858, und Zeitschr. für rat. Medicin, 3. R., Bd. 7.

*) Jul. Sachs, Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig 1865.

Um die geschilderten Absorptionsstreifen wahrzunehmen, bringt man einfach eine Lösung des betreffenden Farbstoffs in ein Probegläschen, hält letzteres hinter einen in einem Schirm angebrachten Schlitz und betrachtet nun diesen durch ein Prisma. Ueber die exactere Methode der Spektralanalyse vergl. meine med. Physik §. 171.

Wichtiger als die angegebenen optischen Eigenschaften ist das Verhalten der Gewebe gegen das polarisirte Licht. Denn dieses Verhalten gibt uns einen tieferen Einblick in die Molecularstructur der organisirten Körper. Ein Körper, dessen Molecüle nach allen Richtungen in gleicher Weise angeordnet sind, bricht das Licht einfach; ein Körper dagegen, dessen Molecüle sich nach verschiedenen Richtungen in ungleicher Dichte an einander reihen, bricht das Licht doppelt, d. h. er zerlegt einen ihn durchsetzenden Lichtstrahl im Allgemeinen in zwei Strahlen, welche senkrecht zu einander polarisirt sind. Das gewöhnliche Glas ist z. B. ein einfach brechender Körper (ein isotropes Medium). Comprimirt oder dehnt man aber eine Glasplatte in einer Richtung, so wird sie doppelbrechend (zum anisotropen Medium). Die doppelbrechenden Körper können entweder, wie in dem letztgenannten Beispiel, nach einer Richtung das Licht stärker oder schwächer brechen als in den darauf senkrechten Richtungen, in welchen sämmtlich ihr Brechungsvermögen gleich ist, oder das Licht kann sich in ihnen nach drei zu einander senkrechten Richtungen mit verschiedener Geschwindigkeit fortpflanzen. In der unorganischen Natur bieten uns die Krystalle Beispiele aller drei möglichen Fälle dar: die Krystalle des tesseralen oder regelmässigen Systems sind isotrop, bei den tetragonalen und hexagonalen Formen, die eine ungleiche und zwei oder drei darauf senkrechte gleiche Axen besitzen, ist in der Richtung der ungleichen Axe das Brechungsvermögen grösser oder kleiner, man bezeichnet ersteres als positive, letzteres als negative Doppelbrechung, und die hierher gehörigen Körper werden optisch einaxige genannt. Die übrigen Krystallsysteme sind sämmtlich durch drei Axen mit ungleicher Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichtes charakterisirt; man bezeichnet sie, weil sich in ihnen zwei (übrigens mit keiner Krystallisationsaxe zusammenfallende) Axen vorfinden, welche sich der Hauptaxe der einaxigen Körper analog verhalten, als optisch zweiaxige Körper.

Bei den organisirten Körpern kommen nun gleichfalls alle Fälle vor, die wir in der unorganischen Natur finden. Auch hier gibt es nicht nur isotrope Medien, sondern auch optisch einaxige und zweiaxige Körper. Die meisten ausgebildeten Gewebe zeigen Doppelbrechung. Häufig ist dieselbe über die verschiedenen Elementarbestandtheile eines und desselben Gewebes in verschiedenem Grade und mit wechselnder Richtung der optischen Axen vertheilt. Da nun in der unorganischen Natur die Krystallbildung ein Ausdruck derselben Anordnung der Molecüle nach gewissen Hauptrichtungen ist, die sich uns in dem optischen

Verhalten kundgibt, so werden wir den organisirten Körpern im Allgemeinen eine krystallinische Structur zuschreiben müssen und es aus anderweitigen Momenten abzuleiten haben, wenn diese Structur nicht auch in der äusseren Form sich ausprägt. Eine Andeutung über den Grund dieses abweichenden Verhaltens gibt uns die Quellungsfähigkeit der organischen Gewebe. Es würde jedoch nicht zutreffend sein, wenn man einfach die Gewebe und die Colloidsubstanzen, aus denen sie bestehen, als imbibitionsfähige Krystalle bezeichnen wollte. Denn es bleibt die Frage, wie die Quellungsfähigkeit, während sie die Krystallform vernichtet, doch die optischen Eigenschaften intact lassen kann. Hier gibt uns nun das Verhalten der Gewebe gegen Druck und Dehnung einigen Aufschluss. Wie man eine isotrope Glasplatte durch einseitige Compression oder Dehnung zum doppelbrechenden Medium machen kann, so lässt sich umgekehrt ein doppelbrechender Krystall auf demselben Weg in ein isotropes Medium zurückverwandeln. Von den organischen Geweben, welche nach jeder Richtung leicht comprimirt oder gedehnt werden können, sollte man hiernach erwarten, dass sie optisch äusserst wandelbare Gebilde seien. Diess ist aber nicht der Fall. Die optischen Eigenschaften dieser Körper werden, wenn man dieselben comprimirt oder dehnt, nicht merklich verändert. Wir müssen hieraus schliessen, dass die organischen Gewebe doppelbrechende Molecüle in einem einfach brechenden Medium suspendirt enthalten, und dass jene Molecüle ebenso wenig an den durch Druck oder Dehnung bewirkten Formänderungen wie an der Imbibition einen Antheil nehmen, d. h. die Molecüle selbst sind Krystalle, werden aber durch die zwischen ihnen befindliche Kittsubstanz am Zusammentreten zu grösseren Krystallindividuen gehindert.

Eine Bestätigung gewinnt diese Anschauung durch die in den Lösungen vieler Colloidsubstanzen auftretenden Erscheinungen der Circularpolarisation. Die Circularpolarisation tritt an solchen Krystallen auf, welche aus in einander geschobenen Krystallformen mit zu einander geneigten Axen zusammengesetzt sind (Quarz-, Wein- und Traubensäure, Zucker u. s. w.). Sie ist ausserdem an den Lösungen der auf diese Weise krystallisirenden Stoffe zu beobachten. Wir müssen hieraus zugleich schliessen, dass in derartigen Lösungen nicht nur der gelöste Körper in der Form molecularer Krystallindividuen vorhanden ist, sondern dass ausserdem diese Krystallindividuen dieselbe regelmässige Orientirung besitzen, die ihnen im festen Aggregatzustande zukommt. Wir haben nun gesehen, dass sämmtliche Albuminstoffe sowie das Glutin und Chondrin in ihren Lösungen die Eigenschaft der circularen Polarisation besitzen (§. 9 u. 10). Wir müssen uns daher vorstellen, dass diese Lösungen ebenfalls aus molecularen Krystallindividuen bestehen. Zugleich erkennen wir hieraus, dass die Lösungen in ihrer physikalischen Constitution auch hier wieder den quellungsfähigen Geweben analog sind,

indem trotz der Wasseraufnahme die regelmässige Orientirung der festen Molecüle im Allgemeinen erhalten bleibt.

Man hat die doppelbrechenden Eigenschaften der Pflanzen- und Thiergewebe entweder 1) aus einer nach verschiedenen Richtungen ungleichen Spannung oder 2) aus der Polarisirung des Lichtes beim Durchsetzen feiner Gewebsspalten oder endlich 3) aus ursprünglich doppelbrechenden Eigenschaften der Molecüle abgeleitet. Die erste dieser Ansichten wird dadurch widerlegt, dass Ausdehnung und Zusammendrückung ebenso wie Zerschneidung der Gewebe im Allgemeinen die doppelbrechenden Eigenschaften nicht aufhebt. Die zweite Annahme, bei welcher man hauptsächlich an die Alveolen der Pflanzenzellenmembran gedacht hat, erledigt sich dadurch, dass wir doppelbrechende Eigenschaft bei vielen, namentlich thierischen Geweben beobachten, an denen keine Spaltenbildung zu bemerken ist. Gegen die dritte Ansicht, der wir uns oben angeschlossen haben, wurde angeführt, sie erkläre nicht die Veränderungen der doppelbrechenden Eigenschaften, die meistens bei der Wasserimbibition der Gewebe eintreten. Ein in Wasser quellendes Gewebe vermindert nämlich in der Regel seine Doppelbrechung mehr als der aufgenommenen Wassermenge entspricht. Diese Erscheinung findet jedoch, wie ich glaube, in dem analogen Verhalten jener Lösungen, welche den polarisirten Lichtstrahl drehen, ihre Erklärung. Viele dieser Lösungen verändern nämlich ihr Drehungsvermögen gegenüber dem polarisirten Lichtstrahl in einer solchen Weise, dass dem Lösungsmittel ein Einfluss auf die in ihm suspendirten Krystallmolecüle zugeschrieben werden muss, indem das Drehungsvermögen entweder mehr oder weniger abnimmt, als der zugefügten Menge des indifferenten Lösungsmittels entsprechen würde. Nach der Analogie, welche wir zwischen Lösungen und gequollenen Colloidkörpern gefunden haben, können wir daher annehmen, dass bei einem von Wasser getränkten Gewebe das Wasser einen ähnlichen Einfluss auf die Form oder Stellung der doppelbrechenden Molecüle ausübt.

Wir lassen nun einige Angaben über die doppelbrechenden Eigenschaften der wichtigeren Gewebe folgen.

In den Cellulosenwandungen der Zellen und Gefässe der Pflanzen läuft im Allgemeinen die optische Hauptaxe in der Richtung des Radius der Zellen und Gefässe, und diese verhalten sich im Innern der Pflanze negativ, in den oberflächlichen Schichten positiv. Daraus folgt, dass die Elasticität der Zellenwandung erst gegen die Oberfläche der Pflanze hin in der radialen Richtung, in der sich die Verdickungsschichten auflagern, zum Uebergewicht kommt, während sie im Innern der Pflanze im Gegentheil in den tangentialen Richtungen grösser ist.

In den thierischen Geweben fällt die optische Axe durchweg mit einer Hauptrichtung des Gewebes zusammen. Im frischen Zustand ist die Doppelbrechung häufig nur schwach ausgeprägt, tritt dann aber deutlich bei der Eintrocknung hervor, so namentlich bei der Linse, dem elastischen und Bindegewebe. Fast alle thierischen Gewebe lassen sich als einaxig betrachten, d. h. ihre Elasticität ist in allen auf die Hauptaxe senkrechten Richtungen annähernd gleich, in dieser selbst aber grösser oder kleiner als in den übrigen Richtungen.

Sehr schwach doppelbrechend ist das Bindegewebe, namentlich in seinem jugendlichen Zustand; übrigens liegt seine optische Axe in der Längsrichtung der Fibrillen, und es ist in Bezug auf diese positiv. Ebenso verhält sich das stärker doppelbrechende elastische Gewebe. In dem Knorpel wird sowohl von der Grundsubstanz, als von den Knorpelkapseln das Licht doppelt gebrochen, doch ist noch nicht entschieden, ob der Knorpel zwei- oder einaxig

ist. Auch der Knochen ist doppelt brechend, aber bei der verwickelten Anordnung seiner Lamellen ist es noch nicht möglich geworden, für seine optischen Verhältnisse ein allgemeines Gesetz anzugeben. An den Nerven muss man die doppelbrechenden elastischen Bündel des Neurilemmas, deren Axe zur Axe des Nerven gewöhnlich schräg gestellt ist, und die gleichfalls doppelbrechende Inhaltsmasse des Nerven unterscheiden. Die letztere theilt sich in das Nervenmark und den Axencylinder, von denen das erstere stärker, der letztere schwächer doppelbrechend ist, und deren optische Axen beide mit der Längsaxe des Nerven zusammenfallen. Das Nervenmark verhält sich negativ, der Axencylinder positiv in Bezug auf diese Axe. In den quergestreiften Muskelfasern bilden die durch die Längs- und Querstreifen entstehenden Elemente stark doppelbrechende Körperchen, die mit ihrer optischen Axe nach der Längsrichtung orientirt sind und zu dieser sich positiv verhalten. Diese doppelbrechenden Elemente oder Disdiaklasten sind von einem spärlicher vorhandenen einfach brechenden, nach Manchen auch schwach doppelbrechenden Medium umgeben. Bei der Zusammenziehung ändern sich, so viel sich bis jetzt ermitteln liess, die optischen Verhältnisse der Muskelfasern nicht. Die glatten Muskelfasern verhalten sich ebenfalls positiv in Bezug auf ihre Längsaxe, zeigen aber keinen Wechsel von doppelbrechenden und einfachbrechenden Elementen. Sehr stark doppelbrechend sind die Oberhautzellen, die Nägel und Haare. Viele unter diesen Geweben, namentlich die stark verhornten und vertrockneten sind zweiaxig. Die Krystalllinse, die im frischen Zustand nur sehr schwach doppelbrechend ist, erhöht ihre doppelbrechende Kraft, wenn sie sich getrübt hat, getrocknet oder mit Weingeist behandelt worden ist. Sie zeigt die Merkmale eines einaxig-negativen Körpers. Ueber die Methoden zur Untersuchung der doppelbrechenden Eigenschaften der Körper vergl. mein Handbuch der medicinischen Physik. Abschn. V, Cap. 20 u. f. Ueber das Verhalten einzelner Pflanzen- und Thiergewebe unter dem Polarisationsmikroskop sind ausserdem die unten angegebenen Quellen nachzusehen*).

§. 25. Elektrische Eigenschaften.

Viele unter den elektrischen Erscheinungen, die an Pflanzen- und Thiergeweben wahrgenommen werden können, sind wahrscheinlich ohne besondere physiologische Bedeutung. So die Spuren statischer Elektricität, die der menschliche Körper zeigt, und die entweder durch die Reibung der Kleidungsstücke an der Haut oder durch die Berührung der feuchten Haut mit Metall (z. B. mit der Platte des zur Nachweisung dienenden Condensators) entstehen; ferner die Ströme, welche Donné an Aepfeln, Birnen u. s. w. in der Richtung der Axe der Frucht nachwies, sowie endlich die Ströme zwischen sauer und alkalisch reagirenden Secretionsorganen des thierischen Körpers. Ob die letzterwähnten elektro-

*) Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 15. Valentin, die Untersuchung der Pflanzen- und Thiergewebe im polarisirten Licht. Leipzig 1861. Nägeli und Schwendener, das Mikroskop. Leipzig 1867. Ueber Circularpolarisation der Colloidsubstanzen s. Hoppe in Erlenmeyers Zeitschr. f. Chemie, 1864, und de Bary, über Eiweisskörper und Leimstoffe, Tübingen 1864.

chemischen Ströme im Organismus selbst schon vorhanden sind, oder ob sie erst beim Anlegen eines leitenden Bogens (wie des Multiplicatordrahts) entstehen, ist zweifelhaft.

Dagegen treten als bedeutsame functionelle Aeusserungen elektrische Ströme in gewissen Organen des Thierkörpers auf. Hierher gehören: 1) Die Ströme der elektrischen Organe gewisser Fische, 2) die Ströme der Nerven und Muskeln, sowie 3) die übrigens bis jetzt nicht überall nachgewiesenen und darum nicht hinreichend sichergestellten Ströme absondernder Drüsen.

Besondere zur Elektricitätsentwicklung bestimmte Organe sind nur bei wenigen Fischen aufgefunden worden, unter denen namentlich drei, der Zitterrochen (Torpedo), der Zitteraal (Gymnotus) und der Zitterwels (Malapterurus electricus), etwas näher bekannt sind. Die elektrischen Organe dienen diesen Thieren als Mittel der Vertheidigung, indem sie durch dieselben willkürlich elektrische Schläge von so bedeutender Stärke entwickeln, dass andere Thiere davon betäubt werden können. Im Allgemeinen bestehen die Organe aus prismatischen Säulchen, die durch nervenreiche Membranen theils in der Längsrichtung von einander gesondert theils in horizontale Fächer eingetheilt sind. Sehr bedeutende Nervenstämme treten vom Gehirn, beim Zitterrochen von einem besonderen Gehirntheil (dem lobus electricus), zu den Organen heran. Die elektrischen Ströme, welche durch willkürliche Innervation dieser Organe entstehen, haben eine constante Richtung, sie sind z. B. beim Zitterrochen von der Rücken- zur Bauchfläche, beim Zitteraal vom vordern zum hintern Ende des Organs gerichtet. Auch im nicht innervirten Zustand zeigen die Organe Ströme derselben Richtung, die übrigens bedeutend schwächer sind.

Da die elektrischen Eigenschaften der Nerven und Muskeln zu ihren übrigen Functionen in inniger Beziehung stehen, so werden wir dieselben in der speciellen Physiologie eingehender zu betrachten haben. Wir wollen desshalb hier nur erwähnen, dass jene Gewebe in elektrischer Beziehung sich wahrscheinlich vollkommen den elektrischen Organen der Fische analog verhalten.

An Haut- und Schleimhautflächen, die von einer dichtgedrängten Menge secernirender Drüsen erfüllt sind, lassen sich Ströme nachweisen, deren Richtung regelmässig vom offenen zum geschlossenen Ende der Drüsen geht. So hat in der Froschhaut überall eine von aussen nach innen gerichtete elektromotorische Kraft ihren Sitz. In der Magenschleimhaut sind Ströme nachweisbar, welche von der freien inneren nach der äusseren, der Muskelschichte zugewandten Fläche gehen. Schwächere Ströme von derselben Richtung zeigt die Darmschleimhaut.

Unter den elektrischen Wirkungen des thierischen Körpers sind die Schläge der Zitterfische am längsten bekannt. Trotzdem sind dieselben noch heute verhältnissmässig wenig erforscht, und beschränken sich unsere Kenntnisse im Wesentlichen auf die äusseren Wirkungen und auf die anatomische Structur der elek-

trischen Organe *). Von den allgemein verbreiteten Aeusserungen elektrischer Kräfte haben früher namentlich solche die Aufmerksamkeit auf sich gezogen, die jetzt als gänzlich bedeutungslos nachgewiesen sind, wie die Spuren freier Elektricität an der menschlichen Haut und die elektrochemischen Ströme zwischen sauer und alkalisch reagirenden Secretionsorganen. Noch neuerlich hat Meissner gezeigt, dass nach Berührung der Haut mit einer isolirten Metallplatte die letztere am Condensator eine nicht unbeträchtliche (meist negative) elektrische Ladung aufweist. Höchst wahrscheinlich ist jedoch auch hier die Ladung erst durch den Contact der feuchten Haut mit der Metallfläche entstanden **).

Die oben als Drüsenströme bezeichneten elektrischen Wirkungen sind von du Bois-Reymond zuerst an der Froschhaut nachgewiesen worden. Er fand, dass wenn man die äussere und innere Fläche dieser Haut mit in Kochsalzlösung getränkten Bäuschen, welche die Enden eines empfindlichen Galvanometers bilden, berührt, die Nadel einen starken Strom anzeigt, der in der Froschhaut von aussen nach innen geht. Dieser Strom nimmt jedoch dadurch allmälig ab, dass die elektromotorischen Flächen, namentlich die äussere, durch die Berührung mit der Kochsalzlösung bald unwirksam werden. Man kann daher auch von der äussern Fläche allein Ströme erhalten, wenn man die Bäusche an zwei Stellen der äusseren Fläche successiv anlegt. Es geht dann immer der Strom von der frischen Berührungsfläche (als der stärkeren) zu der älteren. Rosenthal fand, dass auch Magen- und Darmschleimhaut Ströme zeigen, welche in Bezug auf die Drüsen ähnlich gerichtet sind. Während aber Rosenthal aus der Existenz solcher Ströme in der Darmschleimhaut folgerte, dass dieselben nicht durch einen chemischen Gegensatz erzeugt seien, sondern (ähnlich dem Muskel- und Nervenstrom) dem Gewebe an sich zukämen, schloss Grünhagen umgekehrt aus der ausnehmenden Schwäche, die der Strom der Darmschleimhaut gegenüber demjenigen der Magenschleimhaut und der Froschhaut zeigt, auf seine elektrochemische Natur. Jedenfalls ist, ehe über die physiologische Bedeutung dieser Ströme ein Urtheil gefällt werden kann, ihre Nachweisung an andern Drüsen abzuwarten ***).

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, dass die Pflanzen- und Thiergewebe, wie Faraday nachgewiesen hat, allgemein die Eigenschaft des Diamagnetismus besitzen. Von den Polen eines starken Elektromagneten werden sie nicht angezogen sondern abgestossen.

*) Schultze, Ber. der naturf. Ges. in Halle 1858. du Bois-Reymond, Monatsber. der Berliner Akademie, 1857, 1858 u. 1861. Matteucci, compts rend. 1860 u. 62.

**) Meissner, Zeitschr. f. rat. Med. 1861. W. Hankel, Poggendorff's Annalen Bd. 126, 1865.

***) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. II, Abth. 2. Rosenthal, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1865. Grünhagen, Zeitschr. f. rat. Medicin, 1865, Bd. 26.

II. Die Functionen der Elementarorganismen.

Um eine Einsicht in die Functionen der zusammengesetzten Organismen zu gewinnen, ist es nothwendig, auf die Functionen der Zellen oder Elementarorganismen zurückzugehen. Wie die Gewebe und Organe des Pflanzen- und Thierkörpers aus der Zelle entspringen, so sind auch die Verrichtungen, deren der zusammengesetzte Organismus vermöge seines Aufbaus aus den verschiedenen Geweben und Organen fähig ist, vorgebildet in den Verrichtungen der elementaren Zelle.

Die wichtigsten Functionen der Zelle sind: die Ernährung, die selbständige Bewegung und die Fortpflanzung. Diese drei Grundfunctionen entsprechen den drei Hauptbestandtheilen des Elementarorganismus: der Membran, dem Inhalt und dem Kern. Auf den die Ernährung vermittelnden Stoffwechsel der Zelle ist die Umhüllungshaut von wesentlichem Einflusse, die Bewegung und andere Aeusserungen lebendiger Kräfte sind an den Inhalt gebunden, und bei der Fortpflanzung scheint dem Kern eine fundamentale Bedeutung zuzukommen.

1. Der Stoffwechsel der Zelle.

Die Ernährung der Zelle beruht auf einem fortwährenden Wechsel der Stoffe, bei welchem die Zelle 1) diejenigen Stoffe, aus denen sie ihre Bestandtheile ergänzen kann, in den geeigneten Mengeverhältnissen von aussen aufnimmt, 2) diese Stoffe assimilirt, d. h. in Verbindungen umwandelt, die ihren eigenen Bestandtheilen gleichartig zusammengesetzt sind, 3) während und in Folge ihrer Function Zersetzungsproducte ihrer Bestandtheile bildet und endlich 4) diese Zersetzungsproducte wieder nach aussen abgibt.

Von diesen Vorgängen sind der erste und vierte an sich mechanischer Art, obgleich sie auf einer gegenseitigen chemischen Anziehung der Stoffe innerhalb und ausserhalb der Zelle beruhen können; der zweite und dritte aber sind chemische Processe, bei welchen theils aus einfacheren Verbindungen zusammengesetzte sich bilden, theils zusammengesetzte Verbindungen in einfachere zerfallen.

A. Der mechanische Stoffwechsel der Zelle.

Jede Zellmembran bildet eine mit zahllosen wassererfüllten Poren versehene Scheidewand, welche den Inhalt der Zelle von ihrer Umgebung trennt. Diese Umgebung kann entweder durch die äussere Atmosphäre oder durch eine andere mehr oder weniger flüssige Masse, sei es ein umgebendes flüssiges Medium oder das Plasma einer Ernährungs-

flüssigkeit oder endlich halbflüssige Intercellularsubstanz, gebildet werden. Es kann ferner der Zelleninhalt durch seine Wasserzunahme einen bedeutenden Druck auf die Innenfläche der Membran ausüben und so durch die Interstitien derselben nach aussen zu dringen streben, oder es kann bei ziemlicher Gleichheit des Drucks ein wechselseitiger Austausch der flüssigen Stoffe des Inhalts und der Umgebung der Zelle eintreten. Jene einseitige Bewegung bezeichnet man als Filtration, den wechselseitigen Austausch flüssiger Stoffe dagegen als Diffusion durch organische Membranen oder auch als Endosmose.

Um die Gesetze der Filtration und Hydrodiffusion festzustellen, ist man in der Regel genöthigt die einfachen Zellmembranen durch zusammengesetztere organische Scheidewände (Harnblasen, Darmhäute u. s. w.) zu ersetzen. Oft hat man zum selben Zweck sogar unorganisirte Scheidewände von analoger Beschaffenheit (z. B. Thonwände, Collodiummembranen) angewandt. Es versteht sich von selbst, dass aus den hier beobachteten Erscheinungen nur mit einer gewissen Vorsicht Schlüsse auf den Stoffaustausch durch Zellenmembranen gezogen werden dürfen.

§. 26. Filtration durch organische Membranen.

Wenn eine organische Membran den Boden eines Gefässes bildet, in welchem sich eine Flüssigkeit befindet, so tritt, vorausgesetzt dass die Membran in der betreffenden Flüssigkeit oder einem ihrer Bestandtheile quellungsfähig ist, eine Filtration ein. Die Geschwindigkeit der Filtration steht im directen Verhältnisse zu dem Druck, mit welchem die Flüssigkeit auf der Membran lastet, und sie wächst ausserdem rasch mit steigender Temperatur. Lösungen der verschiedenen Salze gehen nahezu unverändert durch die Membran hindurch: höchstens ist das Filtrat etwas concentrirter als die ursprüngliche Flüssigkeit. Davon wesentlich verschieden verhalten sich die Lösungen der Colloïdsubstanzen. Bei ihrer Filtration wird allgemein der Procentgehalt des Filtrates kleiner als derjenige der ursprünglichen Lösung: hier lässt daher die Membran mehr Wasser als gelöstes Eiweiss oder Gummi u. s. w. hindurch.

Näher ist der relative Procentgehalt des Filtrates (d. h. der Procentgehalt des Filtrates im Verhältniss zu demjenigen der ursprünglichen Flüssigkeit) von folgenden Bedingungen abhängig: 1) vom absoluten Procentgehalt der ursprünglichen Flüssigkeit. Mit abnehmendem absoluten Procentgehalt der Flüssigkeit nimmt auch der relative Gehalt des Filtrates ab. Filtrirt man daher wiederholt eine und dieselbe Flüssigkeit, so geht immer weniger feste Substanz hindurch, und man nähert sich einer Grenze, wo bloss Wasser filtrirt wird, obgleich die Flüssigkeit noch aufgelöste Colloidsubstanz enthält. 2) Mit steigender Temperatur sinkt der relative Procentgehalt. 3) Dagegen wächst der letztere mit zunehmendem Druck. Dieser erweitert ohne Zweifel allmälig die Poren der Membran; man findet daher, dass bei längerem Gebrauch

einer und derselben Membran sowohl die Filtrationsgeschwindigkeit als der relative Procentgehalt des Filtrates wächst. Von grossem Interesse ist endlich der Einfluss der Colloïde auf die Filtration von Salzen, die in derselben Flüssigkeit gelöst sind. Es zeigt sich nämlich, dass der relative Procentgehalt des Filtrats an Salz den Gehalt der ursprünglichen Flüssigkeit um so mehr übertrifft, je mehr das Filtrat in Bezug auf Eiweiss oder Gummi verdünnt ist.

Manche der erörterten Erscheinungen, namentlich die Gesetze der Filtrationsgeschwindigkeit, erklären sich unmittelbar als Capillarwirkungen: in der That ist die Geschwindigkeit der Flüssigkeitsbewegung durch Capillarröhren in derselben Weise von Druck und Temperatur bedingt. Dagegen können die Concentrationsänderungen der Salz- und Colloïdlösungen, die in Folge der Filtration eintreten, nur aus der eigenthümlichen Beschaffenheit der organischen Membranen abgeleitet werden. Die geringe Concentrationszunahme des Filtrates, die bei der Filtration von Salzlösungen in der Regel einzutreten scheint, müssen wir offenbar auf die bedeutende Verwandtschaft der organischen Häute zum Wasser beziehen (§. 23). Dadurch wird der Salzlösung, während sie sich durch die Poren bewegt, ein Theil ihres Wassers entzogen. Es frägt sich dann aber, warum die Lösungen von Eiweiss, Leim und ähnlichen Stoffen nicht ebenfalls concentrirter sondern im Gegentheil verdünnter filtriren. Um uns dies zu erklären, müssen wir erwägen, dass die Zusammensetzung des Filtrates nicht bloss von der Anziehung der Membran gegen das Wasser sondern auch von ihrer relativen Anziehung gegen den in Wasser gelösten Körper abhängt. Ist die letztere Anziehung immer noch ziemlich beträchtlich, wenn auch nicht ganz so gross wie die Wasseranziehung der Membran, so wird dem zuerst in die Poren tretenden Salz Wasser entzogen werden, es wird sich eine verhältnissmässig ruhende Wandschichte anlagern, und in der Mitte der Poren wird anfänglich etwas concentrirtere Salzlösung hindurchtreten. Ist dagegen die Anziehung der Membran gegen das Wasser viel bedeutender als gegen den gelösten festen Körper, so werden sich die Poren fast nur mit Wasser füllen, und es wird daher auch verhältnissmässig mehr Wasser als feste Substanz durch die Membran hindurchtreten; ja mit Verengerung der Poren oder abnehmender Concentration der Flüssigkeit wird man sich einer Grenze nähern, wo die Membran bloss noch Wasser aufnimmt und daher reines Wasser filtriren lässt. Auch das Verhalten der Lösungsgemenge von Colloïden und Salzen erklärt sich aus dieser verschiedenen Anziehungskraft der Membran. Die letztere wird zunächst Wasser anziehen, dann Salz und am wenigsten die Colloïdsubstanz, diese wird daher zurückbleiben, und eine verhältnissmässig concentrirtere Salzlösung wird sich an der ruhenden Wasserschichte der Poren vorbeibewegen.

Die Gesetze der Filtration durch organische Membranen sind hauptsächlich von W. Schmidt festgestellt worden, aus dessen Versuchsresultaten wir die oben

entwickelten theoretischen Vorstellungen abgeleitet haben. Wir werden unten sehen, wie die Erscheinungen der Diffusion auf durchaus ähnliche Vorstellungen hinführen. Dass Eiweiss- und Gummilösungen sehr schwer durch Membranen filtriren, hatte man schon früher beobachtet. Hoppe zog hieraus den Schluss, dass die Colloidlösungen keine wahren Lösungen seien, sondern dass sich in ihnen feste Molecüle in Wasser suspendirt befänden. Sollte dies aber von den Colloïdlösungen in anderm Sinne gelten, als es für alle Lösungen stattfindet, so müssten die festen Molecüle zu Boden sinken, die unteren Schichten müssten also concentrirter sein als die obern. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern eine Colloïdlösung ist in allen ihren Schichten ebenso gleichmässig wie eine Salzlösung. Funke hat die bemerkenswerthe Beobachtung gemacht, dass die Verdauungsproducte der Eiweisskörper, die Peptone, in ihren Lösungen sich wie gelöste Salze verhalten, also in unverminderter Concentration filtriren. Wir müssen hieraus gemäss der obigen Theorie schliessen, dass die Peptone durch ihre veränderte Molecularconstitution die Eigenschaft erlangt haben, stärker von thierischen Membranen angezogen zu werden, als die Eiweisskörper, aus denen sie hervorgingen *).

§. 27. Diffusion durch organische Membranen. Endosmotisches Aequivalent.

Wenn durch eine organische Membran zwei Flüssigkeiten, welche beide die Fähigkeit besitzen in die Membran zu imbibiren und sich mit einander zu mischen, von einander getrennt werden, so geschieht ein allmäliger Austausch der beiden Flüssigkeiten durch die Membran hindurch. Dieser Austausch dauert so lange, bis auf beiden Seiten der Membran die Flüssigkeiten gleichmässig gemischt sind. Es tritt also schliesslich das Nämliche ein, was auch erfolgt wäre, wenn man die beiden Flüssigkeiten ohne Dazwischenkunft der Membran mit einander in Berührung gebracht hätte. Trotzdem ist der Vorgang in beiden Fällen ein wesentlich verschiedener. Wenn man, wie in Fig. 6 A, zwei Flüssigkeiten am untern Ende einer U-förmigen Röhre sich unmittelbar berühren lässt, so geschieht der Austausch so, dass während des ganzen Processes das Niveau in m und n sich nicht ändert. Hieraus folgt, dass bei dem freien Austausch von Flüssigkeiten für jedes Theilchen der ersten Flüssigkeit, das in die zweite hinübertritt, ein gleich grosses Theilchen der zweiten Flüssigkeit in die erste tritt. Hat man dagegen, wie in Fig. 6 B, zwischen die Schenkel m und n der Röhre eine organische Membran oder eine andere poröse Scheidewand gebracht, so sinkt sehr bald in dem einen Schenkel m die Flüssigkeit, während sie in dem andern n um eben so viel steigt. Hieraus folgt, dass bei dem Austausch von Flüssigkeiten durch Membranen für jedes Theilchen,

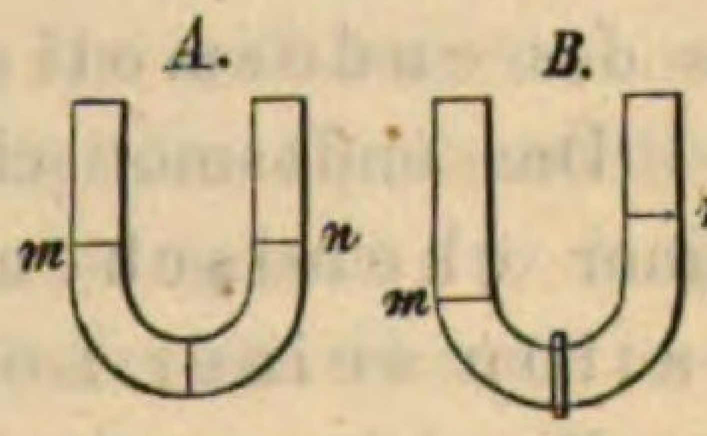


Fig. 6.

*) W. Schmidt, Poggendorff's Annalen 1856, Bd. 99 und 1861, Bd. 114. Hoppe, Archiv für path. Anatomie Bd. 9. Funke, ebend. Bd. 13.

das aus der ersten in die zweite Flüssigkeit tritt, aus dieser ein ungleiches Quantum in die erste hinübergeht.

Wenn man verschiedene Flüssigkeiten in Bezug auf ihre Fähigkeit durch organische Membranen zu diffundiren mit einander vergleichen will, so ist es nöthig, die übrigen auf die Diffusion Einfluss habenden Momente, wie Temperatur und Beschaffenheit der Membran, möglichst constant zu erhalten; ausserdem aber muss, da die Diffusion wesentlich von den zwei sich austauschenden Flüssigkeiten abhängig ist, zunächst auch die eine dieser Flüssigkeiten in den verschiedenen Beobachtungen unverändert bleiben. Als solche constant bleibende Flüssigkeit wählt man am zweckmässigsten das Wasser. Der einfachste Fall der Endosmose besteht also in der Diffusion beliebig gewählter Flüssigkeiten mit reinem Wasser, durch dieselbe Membran und bei derselben Temperatur. Man bringt zu diesem Zweck die Flüssigkeit, deren Diffusion untersucht werden soll, in eine unten durch die Membran geschlossene Röhre r und hängt diese in ein Gefäss g, in welchem Wasser befindlich ist. So lange nun die Concentration in r möglichst unverändert erhalten wird und zugleich in dem Wasser des Gefässes g keine erhebliche Menge des in r gelösten Körpers sich angesammelt hat, steht das Gewicht des Wassers, das von g nach r übergeht, zu dem Gewicht des gelösten Stoffs, das von r nach g dringt, in einem constanten Verhältniss. Meist beträgt bei Anwendung thierischer Membranen die Menge des ersetzenden Wassers ein Vielfaches, zuweilen aber auch einen Bruchtheil von der Menge des übergehenden gelösten Körpers. Man bezeichnet dasjenige Gewicht Wasser, durch welches die Gewichtseinheit eines gelösten Körpers bei der Diffusion ersetzt wird, als das endosmotische Aequivalent dieses Körpers.

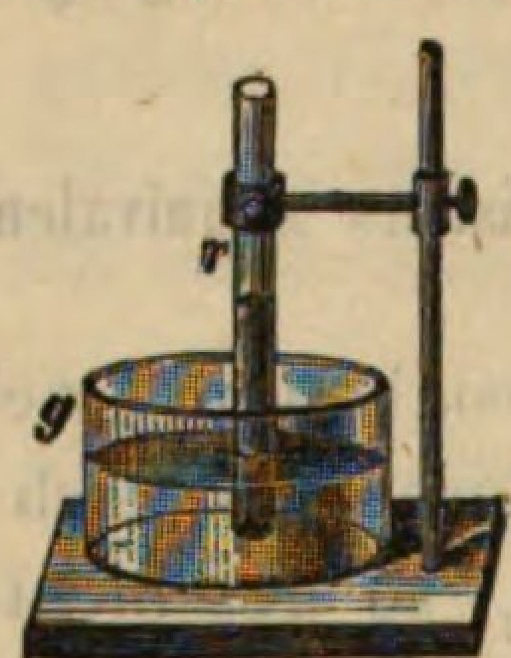


Fig. 7.

Das endosmotische Aequivalent eines Körpers ist abhängig: 1) von seiner chemischen Beschaffenheit, und 2) von der Concentration seiner Lösung.

Bezeichnen wir die Diffusion als positiv, wenn mehr Wasser zur gelösten Substanz als von der letzteren zum Wasser übertritt, und nennen wir sie im umgekehrten Falle negativ, so bilden die Alkalien die äusserste Reihe der Substanzen mit positiver Endosmose, und die Säuren zeigen die stärkste negative Endosmose, während die Salze mit durchweg positiver Endosmose in der Mitte stehen. Nach dem eben aufgestellten Begriff des endosmotischen Aequivalentes wird dasselbe bei positiver Endosmose durch eine ganze Zahl, bei negativer durch eine Bruchzahl ausgedrückt.

Jolly, der zuerst den Begriff des endosmotischen Aequivalentes aufstellte, nahm an, dass dasselbe unabhängig sei von der Concentration der zum Wasser diffundirenden Flüssigkeit, dass also z. B., wenn man Kochsalz mit reinem Wasser

diffundiren lasse, das Aequivalent immer gleich gefunden werde, welches auch die Concentration der diffundirenden Kochsalzlösung sein möge. Ludwig zeigte jedoch, indem er eine Salzlösung zu reinem Wasser diffundiren liess und zu verschiedenen Zeiten den Diffusionsprocess unterbrach, dass das endosmotische Aequivalent abhängig ist von der Concentration.

Jolly fand folgende Zahlen als endosmotische Aequivalente verschiedener Substanzen:

Na Cl = 4, Na O. SO_3 = 11, KO. SO_3 = 12, Mg O. SO_3 = 11,5, Cu O SO_3 = 9,5, KO. 2 SO_3 = 2,3, HO. SO_3 = 0,3, KO. HO = 200, Alkohol = 4,3, Zucker = 7,2. Diese Zahlen bieten ein vergleichendes Bild der endosmotischen Verwandtschaft der Alkalien, Säuren, Salze und indifferenten löslichen Stoffe dem reinen Wasser gegenüber. Dagegen sind sie, abgesehen von der nicht berücksichtigten Abhängigkeit des endosmotischen Aequivalentes von der Concentration, schon desshalb nicht im Stande über die Diffusion durch feuchte organische Membranen Aufschluss zu geben, weil die Versuche, auf die sie sich gründen, an getrockneten Häuten (von Schweinsblase) angestellt sind, während besondere Versuche lehren, dass durch das Trocknen der Membranen das endosmotische Aequivalent sich beträchtlich verändert. Siehe §. 32*).

Die Beschaffenheit der gelösten Stoffe kommt bei dem endosmotischen Aequivalent nicht nur in Betracht, insofern es sich um die Vergleichung verschiedener Stoffe handelt, sondern auch bei einem und demselben Körper, wenn derselbe in verschiedenen Zuständen vorkommt. Namentlich fällt hier der Gehalt an Hydrat- und an Krystallwasser in Rücksicht. So fand Hoffmann für wasserfreies schwefelsaures Natron das Aequivalent = 5,480, für krystallisirtes = 1,863, ferner für 2 NaO. PO_5 = 17,586, für 2 NaO. PO_5 + HO = 16,292 und für 2 NaO. PO_5 + HO + 24 aq. = 5,869**). Dies beruht darauf, dass das Hydrat- und selbst das Krystallwasser viel inniger an das Salz gebunden ist, als dasjenige Wasser, welches bloss als Lösungsmittel dient. Das trockene Salz strebt Hydrat zu werden, und das Hydrat zieht Krystallwasser an.

Mit der Concentration der Lösung ändert sich das endosmotische Aequivalent der Körper. Bei den meisten Lösungen mit positiver Endosmose wächst dasselbe mit der Concentration, bei solchen von negativer Endosmose nimmt es umgekehrt ab, wenn die Concentration zunimmt. Diese Aenderungen geschehen aber sehr langsam, so lange man nicht die Grenze überschreitet, wo der diffundirende Körper sein Krystall- oder Hydratwasser verliert.

Wenn also Schwefelsäure zu Wasser diffundirt, so tritt verhältnissmässig um so mehr Säure zum Wasser über, je concentrirter man dieselbe nimmt. Lässt man dagegen Kali gegen Wasser diffundiren, so tritt um so mehr Wasser zum Kali, je concentrirter letzteres genommen wird. Eckhard hat die Veränderung, die das endosmotische Aequivalent vom Kochsalz gegen Wasser mit dem Procentgehalt der Kochsalzlösung erfährt, genauer ermittelt; als Membran diente das frische Pericardium:

*) Jolly, Zeitschrift für rationelle Medicin, Bd. 7, 1849. Ludwig, ebend. Bd. 8. Eckhard, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie, Bd. 2. Graham, annales de chimie et de physique, 3, t. XLV.

**) Hoffmann, in Eckhard's Beiträgen Bd. 2 S. 59.

Procentgehalt der Salzlösung	Aequivalent
4,6	1,5
8,8	2,2
11,1	2,3
14,9	2,6
17,7	2,7
26,5	3.

Schumacher bestimmte die Zunahme, die das endosmotische Aequivalent der Schwefelsäure und der Oxalsäure bei abnehmender Concentration erfährt. Es ergab sich, dass diese Zunahme stark mit der Abnahme der Concentration wächst, sie geschah sehr langsam von 13 bis 4 proc. Säuregehalt, dann schneller von 4 bis 1 proc. und am schnellsten bei den verdünnteren Lösungen; erst bei einer sehr starken Verdünnung nimmt das Aequivalent wieder ab *).

Unter den Körpern mit positiver Endosmose bildet nach Ludwig das schwefelsaure Natron eine Ausnahme, indem sein Aequivalent mit steigender Concentration nicht zu- sondern abnimmt.

§. 28. Die Diffusionsgeschwindigkeit.

Der Austausch zwischen einem gelösten Stoff und reinem Wasser geht, so lange die Lösung die gleiche Concentration behält, in dem Wasser keine merkliche Menge des gelösten Körpers sich anhäuft und die Temperatur dieselbe bleibt, mit constanter Geschwindigkeit vor sich.

Die Geschwindigkeiten, mit welchen verschiedene Stoffe durch eine poröse Scheidewand diffundiren, sind unabhängig von dem Verhältniss der endosmotischen Aequivalente. Dagegen stehen sie in directer Beziehung zu der Löslichkeit der Körper und zu ihrer chemischen Zusammensetzung, indem 1) mit der Löslichkeit die Diffusionsgeschwindigkeit zunimmt, und 2) chemisch verwandte Körper sich auch in ihrer Diffusionsgeschwindigkeit nahe stehen. Ausserdem ist 3) die Concentration der Lösung von wesentlichem Einflusse, indem die Diffusionsgeschwindigkeit mit dem Procentgehalt, und zwar schneller als der Procentgehalt, wächst. Bei der Diffusion von Salzlösungen gegen Wasser nimmt sowohl die Geschwindigkeit, mit welcher die Salztheilchen zum Wasser dringen, als die Geschwindigkeit, mit welcher das Wasser zu der Salzlösung übergeht, mit dem Procentgehalt zu. Aber diese Zunahme erfolgt nicht in gleichem Maasse, sondern der Salzstrom nähert sich der Proportionalität weit mehr als der Wasserstrom, dessen Geschwindigkeit viel bedeutender wächst. Je concentrirter daher die Lösung wird, um so mehr Wasser im Verhältniss zum übertretenden Salz geht in einer gegebenen Zeit durch die Membran. Hieraus erklärt

*) Eckhard, Beiträge, Bd. 2, S. 174. Schumacher, Poggendorff's Annalen, 1860, Bd. 110.

sich das oben (in §. 27) gefundene Gesetz, dass das endosmotische Aequivalent mit der Concentration der Lösungen wächst.

Der erste dieser Sätze ergibt sich aus folgender Tabelle:

	Verhältniss der Diffusionsgeschwindigkeiten der gesättigten Lösungen.	Verhältniss des Procentgehalts der gesättigten Lösungen.	Diffusionsgeschwindigkeit, bezogen auf gleichen Procentgehalt.
Phosphors. Natron	1	1	1
Salpeters. Baryt	3,5	1,7	2,07
Schwefels. Natron	3,3	2,0	1,67
Kochsalz	21,4	7,5	3,49 *).

Dass chemisch verwandte Körper sich auch in Bezug auf ihre Diffusionsgeschwindigkeiten nahe stehen, ersieht man aus den folgenden von Schumacher mitgetheilten Reihen, in welchen die wichtigeren Säuren und Salze nach ihrer zunehmenden Diffusionsgeschwindigkeit, diese auf gleichprocentige Lösungen bezogen, geordnet sind.

Säuren	Salze	
Salzsäure	Salpeters. Salze	Ammoniaksalze
Salpetersäure	Chlormetalle	Kalisalze
Schwefelsäure	Schwefels. Salze	Natronsalze
Oxalsäure	Oxals. Salze	Magnesiasalze
Essigsäure	Essigs. Salze	Barytsalze
Phosphorsäure	Phosphors. Salze	Kalksalze
Kohlensäure	Kohlens. Salze	

Aus der ersten und zweiten Columne dieser Tabelle geht hervor, dass je grösser die Diffusionsgeschwindigkeit einer Säure für sich, um so grösser auch die Diffusionsgeschwindigkeit ihrer Verbindungen ist. Aus der dritten Columne ergibt sich, dass Salze mit verwandter Basis sich auch in ihrer Diffusionsgeschwindigkeit am nächsten stehen.

Ueber die Zunahme der Diffusionsgeschwindigkeit mit der Concentration gibt die folgende Versuchsreihe über die Diffusion zwischen Kochsalzlösung und Wasser Aufschluss.

Verhältniss der Procentgehalte der Salzlösung	Relative Geschwindigkeit der Salzströme	Relative Geschwindigkeit der Wasserströme
1	1	1
1,5	1,6	1,8
1,8	2,0	2,2
2,4	3,2	4,4
3,0	4,2	6,0
5,7	6,7	14,3 **).

Wir können uns das Verhältniss der Geschwindigkeiten des Salz- und Wasserstroms durch die Fig. 8 versinnlichen. Man trage auf einer Abscissenlinie a b die Procentgehalte 1, 2, 3 u. s. w. der diffundirenden Lösung auf. Man errichte in 1, 2, 3 nach aufwärts Senkrechte, welche jedesmal die in der Zeiteinheit über-

*) Eckhard, Beiträge, Bd. 2, S. 25.

**) Eckhard, a. a. O. S. 177.

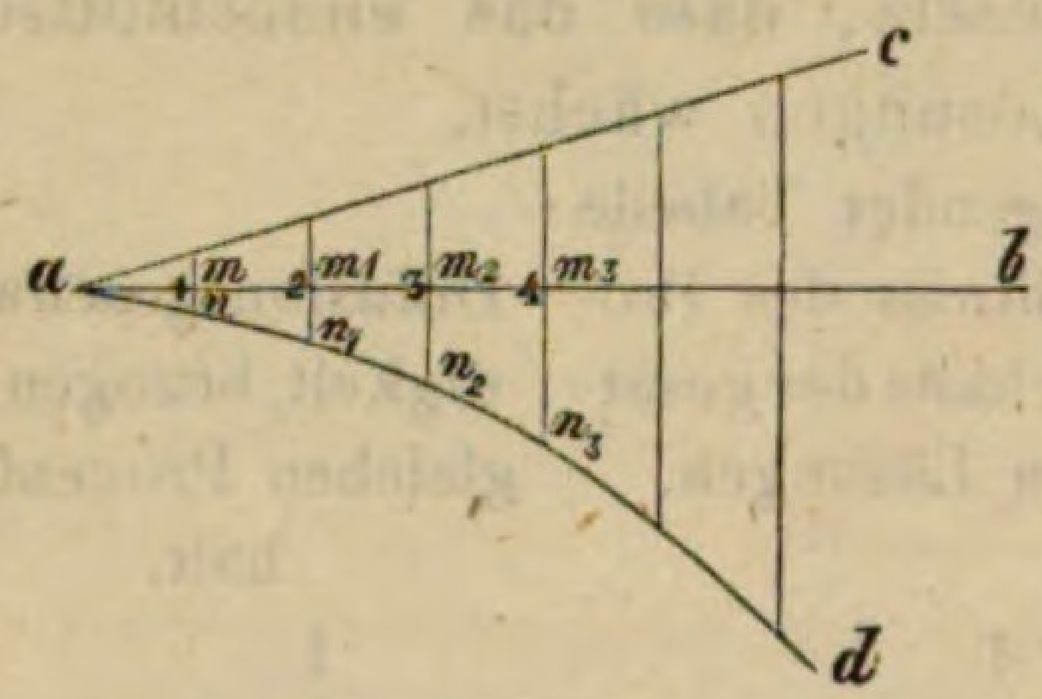


Fig. 8.

tretenden Salzmengen bedeuten, und man errichte nach abwärts Senkrechte, welche die gleichzeitig übertretenden Wassermengen darstellen. Die Verhältnisse der Linien n, n_1, n_2 zu m, m_1, m_2 sind die endosmotischen Aequivalente. Verbindet man die Endpuncte von m, m_1, m_2, so erhält man, da die übertretenden Salzmengen (die Ordinaten) nahehin proportional den Procentgehalten (den Abscissen) wachsen, eine von der Geraden wenig abweichende Linie. Verbindet man dagegen die Endpuncte von n, n_1, n_2, so erhält man eine von der Abcissenlinie weggekrümmte Curve a d. Nun ist ersichtlich, dass die Verhältnisse von n, n_1, n_2 zu m, m_1, m_2, d. h. die endosmotischen Aequivalente, mit der Concentration zunehmen. Sollten die Aequivalente constant bleiben, so müsste offenbar auch die Linie a d eine gerade sein, d. h. es müssten auch die übertretenden Wassermengen nur einfach proportional den Concentrationsgraden wachsen.

Die Untersuchung über die Abhängigkeit der Diffusionsgeschwindigkeiten von der Concentration ist bis jetzt für Substanzen mit negativer Endosmose noch nicht ausgeführt. Da aber bei ihnen im Allgemeinen das endosmotische Aequivalent mit steigender Concentration abnimmt, so ist auch zu erwarten, dass hier umgekehrt der Wasserstrom verhältnissmässig weniger zunehmen wird als der Strom des gelösten Körpers.

Mit steigender Temperatur erhöht sich die Diffusionsgeschwindigkeit, und zwar nimmt innerhalb engerer Grenzen der Temperatur die Geschwindigkeit, mit welcher die beiden Stoffe zu einander übertreten, für beide gleichmässig zu, so dass der Werth des endosmotischen Aequivalents constant bleibt. Die Zunahme der Diffusionsgeschwindigkeit geschieht hierbei schneller als die Temperaturzunahme.

Eckhard fand folgende Verhältnisse für die in der gleichen Zeit bei wachsender Temperatur durch den frischen Herzbeutel des Ochsen hindurchgetretenen Kochsalzmengen:

Temperatur	Durchgetretene Salzmenge
8,0	0,303
9,6	0,364
13,8	0,396
18,3	0,474
22,5	0,549
26,0	0,628 *).

Für die Diffusibilität der Salzsäure mit steigender Temperatur fand Graham folgende Zahlen:

Temperatur	Durchgetretene Säuremenge
15,5	1
26,6	1,35
37,7	1,77
48,8	2,18 **).

*) Eckhard, S. 27.

**) Graham, Annalen der Chemie und Pharmacie, Bd. 121.

§. 29. Diffusion zwischen Lösungen von verschiedener Concentration und Zusammensetzung.

Wenn eine Lösung nicht gegen reines Wasser, sondern gegen eine andere Lösung entweder desselben oder eines andern Körpers durch eine Membran diffundirt, so sind die Diffusionserscheinungen theils abhängig von dem Concentrationsunterschied der beiden Lösungen theils von dem gegenseitigen chemischen Verhalten der zwei gelösten Körper.

Lässt man verschieden concentrirte Lösungen eines und desselben Körpers gegen einander diffundiren, so kommt nur das erste dieser Momente zum Einfluss. Es nimmt dann die concentrirtere Lösung allmälig an Dichte ab und die verdünntere zu: es gehen also von der ersten zur zweiten Lösung mehr Salztheilchen und von der zweiten zur ersten Lösung mehr Wassertheilchen; zugleich tritt eine Volumenveränderung ein, welche derjenigen entspricht, die bei der Diffusion gegen reines Wasser eintreten würde, welche aber langsamer als diese erfolgt. Erhält man die Concentration der Lösungen auf beiden Seiten der Membran constant, so ist auch hier der Austausch ein constanter: für jede Gewichtseinheit Salz, die in einer bestimmten Zeit von der ersten zur zweiten Lösung geht, tritt ein bestimmtes Gewicht Wasser von der zweiten zur ersten Lösung über, und zwar ist das Verhältniss, in welchem das Salz durch Wasser ersetzt wird, annähernd das nämliche, als wenn die concentrirtere Lösung gegen reines Wasser diffundirt wäre: das endosmotische Aequivalent bleibt also unter diesen Bedingungen nahezu, doch nicht vollkommen ungeändert. (Siehe die Anmerkung.) Dagegen steht die Geschwindigkeit, mit welcher die Diffusion vor sich geht, im umgekehrten Verhältniss zur Concentrationsdifferenz der in einander diffundirenden Lösungen, d. h. die Diffusionsgeschwindigkeit nimmt ab direct proportional der Abnahme der Concentrationsdifferenz beider Lösungen.

Wenn z. B. bei der Diffusion von Kochsalzlösungen in zwei Versuchen die Differenzen der in jedem einzelnen Versuch constant erhaltenen Concentrationen sich verhielten wie 1 : 1,87, so verhielten sich die Diffusionsgeschwindigkeiten wie 1,9 : 1, in einem andern Versuchspaar war das erste Verhältniss = 1 : 2,14, das zweite = 2,1 : 1, in einem dritten Versuchspaar das erste Verhältniss = 1 : 3,0, das zweite = 3, 6 : 1 u. s. w. Das endosmotische Aequivalent schwankte indessen zwischen 3 und 3,6*).

Bei der Diffusion von Glaubersalzlösungen verschiedener Concentration in einander fand W. Schmidt die Diffusionsgeschwindigkeit nahezu dem Concentrationsunterschied proportional. Das endosmotische Aequivalent steigt hier zuerst langsam bei abnehmendem Werth der Concentrationsdifferenz und dann allmälig schneller, wenn die Concentrationsdifferenzen sehr gering werden **).

*) Eckhard, S. 179.

**) W. Schmidt, Poggendorff's Annalen, Bd. 102, S. 122.

Die Diffusionsgeschwindigkeit ist nicht bloss von dem Verhältniss der Concentrationen beider Lösungen zu einander abhängig, sondern sie wird ausserdem beeinflusst von dem absoluten Salzgehalt beider Lösungen, und zwar so, dass einer gleichen Differenz im Salzgehalt eine grössere Diffusionsgeschwindigkeit entspricht, wenn der Procentgehalt der Lösungen ein höherer ist. Dabei nimmt die Diffusionsgeschwindigkeit des Wasserstroms etwas schneller zu als diejenige des Salzstroms, so dass das endosmotische Aequivalent nicht vollkommen constant bleibt, sondern mit der Zunahme des absoluten Procentgehaltes der zwei Lösungen sich etwas vergrössert.

Die aus mehreren Versuchen gewonnenen Vergleichungszahlen für die Diffusionsgeschwindigkeit des Salzstroms bei Erhöhung der absoluten Concentration zweier Kochsalzlösungen schwanken z. B. nur zwischen 1,10 und 1,12, die Zahlen für die Diffusionsgeschwindigkeit des Wasserstroms verändern sich dagegen von 1,12 auf 1,66, und dem entsprechend steigt das Aequivalent von 2,6 auf 3 *).

Wenn Lösungen zweier Stoffe von verschiedener chemischer Zusammensetzung gegen einander diffundiren, so geschieht der Austausch um so schneller, je grösser die chemische Verwandtschaft der gelösten Stoffe ist. Säure zu Alkali diffundirt also schneller als Säure zu Säure oder als ein Salz zu einem andern Salze. Zugleich wird, je grösser der chemische Gegensatz der diffundirenden Stoffe ist, um so mehr der Diffusionsstrom zu einem einseitigen. Dies geschieht namentlich bei Körpern, die sich chemisch verbinden. So dringt bei der Diffusion von Säure und Alkali nur die Säure zum Alkali, aber kein Alkali zur Säure.

Messende Versuche über die Diffusionsgeschwindigkeit und namentlich über die Grösse des endosmotischen Aequivalentes in diesen Fällen sind noch nicht angestellt.

Wenn die gegen einander diffundirenden Stoffe sich chemisch zersetzen, so geschieht diese Zersetzung fast ausschliesslich auf der Seite desjenigen Stoffes, der die geringste Durchgangsfähigkeit durch die Membran besitzt: die Endosmose wird also zu einer einseitigen in Bezug auf die gelösten Körper. Wenn man z. B. Oxalsäure und kohlensauren Kalk gegen einander diffundiren lässt, so bildet sich nur auf der Seite des letztern ein Niederschlag von oxalsaurem Kalk.

Anhangsweise sei hier noch der bisher unvollständig untersuchten Diffusion von Lösungsgemengen gedacht. Wenn Lösungen, in welchen verschiedene Salze gleichzeitig gelöst sind, gegen Wasser oder andere Lösungen diffundiren, so wird das langsamer diffundirende Salz durch das rascher diffundirende in seiner Geschwindigkeit verlangsamt. Cloëtta erwies dies speciell für die Diffusion eines Lösungsgemenges von Glaubersalz und Kochsalz. Hierbei wird die an sich schon langsamere Geschwindigkeit des ersteren durch das beigemengte Kochsalz noch mehr gehemmt. Der Grund dieses Verhaltens liegt offenbar darin, dass die Membran von dem Glaubersalz mehr aufnimmt als von dem Kochsalz. Vgl. §. 21 **).

*) Eckhard, S. 183.

**) Cloëtta, Diffusionsversuche, Zürich 1851.

§. 30. Diffusion der Colloide.

Alle Colloidsubstanzen sind dadurch ausgezeichnet, dass sie in ihren Lösungen nur sehr schwierig organische Membranen durchdringen. Da sie aber ihrerseits Wasser anziehen, so tritt beim endosmotischen Austausch mit Wasser im Verhältniss zu dem übertretenden Colloid ein ziemlich bedeutender Wasserstrom durch die Membran: das endosmotische Aequivalent dieser Körper ist also ein hohes, es scheint ungefähr zwischen dem Aequivalent der Alkalien und Salze in der Mitte zu stehen. Dagegen ist ihre Diffusionsgeschwindigkeit sehr gering, und zwar nicht bloss die Geschwindigkeit des Colloidstroms sondern auch diejenige des Wasserstroms, was offenbar darauf zurückgeführt werden muss, dass, wie wir schon bei der Filtration dieser Körper (§. 26) gesehen haben, ihre Verwandtschaft zum Wasser eine relativ kleine ist.

Das gelöste Albumin hat gegen Salzlösungen eine grössere endosmotische Verwandtschaft als gegen reines Wasser, und der Diffusionsstrom des Eiweisses nimmt mit wachsender Concentration der Salzlösung ziemlich schnell zu. Erst sehr concentrirte Lösungen beschränken wieder die Diffusion, indem sie dem flüssigen Eiweiss bloss sein Wasser entziehen.

Lässt man Lösungsgemenge von Colloiden und diffusionsfähigeren Stoffen mit Wasser in Diffusion treten, so geht zunächst gar keine Colloidsubstanz durch die Membran. Wenn man z. B. ein Lösungsgemenge von Gummi und Zucker diffundiren lässt, so tritt nur Zucker, aber kein Gummi über. Man kann daher auf diesem Wege eine mechanische Trennung des Lösungsgemenges bewirken. Diese Regel erleidet jedoch eine Ausnahme, wenn durch die Diffusion des dem Colloid beigemengten Körpers auf der andern Seite der Membran eine Lösung entsteht, gegen welche das Colloid eine grössere endosmotische Verwandtschaft besitzt. So diffundirt aus einem Lösungsgemenge von Eiweiss und Salz anfänglich nur das letztere, zu der entstandenen Salzlösung strömt aber dann das Eiweiss mit grösserer Intensität.

Von allen Colloidkörpern zeigt das Gummi die geringste Diffusion. Eckhard und Graham fanden den Uebertritt desselben durch thierische Membranen und durch vegetabilisches Pergament gleich null, während Schumacher bei der Benützung von Collodiumhäuten eine schwache Diffusion beobachtete. Pectin- und Leimlösung zeigen dagegen auch bei Anwendung thierischer Membranen einen doppelten Strom. Die Diffusion der Albuminlösungen hat von Wittich studirt. Auch hier, wie schon bei der Filtration, unterscheiden sich die Peptone, wie Funke gefunden hat, durch ihre grössere Diffusionsfähigkeit von den übrigen Albuminkörpern *).

*) Graham, Ann. d. Chem. u Pharm. Bd. 121. Hoppe, Virchow's Archiv Bd. 9. v. Wittich, Müller's Archiv 1856. Eckhard, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie Bd. 3.

§. 31. Elektrische Diffusion.

Jeder galvanische Strom strebt die Theilchen einer Flüssigkeit, die er durchsetzt, von einem Pol nach dem andern zu bewegen. Diese bewegende Wirkung des Stroms, die unabhängig neben dessen zersetzender Wirkung einhergeht, erstreckt sich nicht nur auf die gelöste Substanz, sondern auch auf das Lösungsmittel und sogar auf die in letzterem etwa suspendirten unlöslichen Theilchen. Befindet sich nun eine organische Membran oder sonst eine poröse Scheidewand in der Mitte der Flüssigkeit, so nimmt auf der Seite des negativen Pols die Flüssigkeitsmenge zu, auf der Seite des positiven Pols ab. Die Hauptmasse der Flüssigkeit wird also in der Richtung des positiven Stromes bewegt, und die auf diese Weise übergeführte Flüssigkeitsmenge ist um so grösser, je kleiner das Leitungsvermögen derselben, und je grösser die Intensität des galvanischen Stroms ist, sie zeigt sich aber unabhängig von der Oberfläche und Dicke der porösen Wand.

Auf die einzelnen Bestandtheile einer Lösung oder eines Lösungsgemenges übt, je nach ihrer chemischen Natur, der Strom eine verschiedene Wirkung aus. Alkalien und Salze werden mit dem Wasser von der positiven nach der negativen Elektrode bewegt. Befindet sich aber eine Säure in der Lösung, so geht diese mit dem negativen Strom und sammelt daher am positiven Pol in überwiegender Menge sich an.

Tritt, wie gewöhnlich, chemische Zersetzung der Flüssigkeit ein, so compliciren sich ihre Phänomene mit denjenigen der mechanischen Wirkung. Hat man z. B. eine Lösung von Kupfervitriol dem Strom ausgesetzt, so wird unveränderter Kupfervitriol und Wasser nach dem negativen Pol hin bewegt; tritt zugleich Zersetzung ein, so wird ausserdem ausgeschiedene Schwefelsäure nach dem positiven Pol und ausgeschiedenes Kupfer nach dem negativen Pol bewegt. Befindet sich inmitten der Flüssigkeit eine poröse Wand, durch die das Kupfer nicht dringen kann, so schlägt dasselbe auf der dem positiven Pol zugekehrten Seite sich nieder, von der dem negativen Pol zugekehrten Seite wird es durch die mechanische Wirkung des Stroms immer wieder entfernt.

Befindet sich eine organische Membran zwischen zwei differenten, diffusionsfähigen Flüssigkeiten, welche ein galvanischer Strom durchsetzt, so kann die Diffusion je nach der Richtung des Stroms entweder in der Richtung, in welcher sie ohnehin stattfände, bedeutend begünstigt oder gestört, selbst in die entgegengesetzte Richtung umgekehrt werden. Wenn man z. B. Wasser gegen Salzlösung diffundiren und den Strom in der Richtung vom Wasser zum Salz die beiden Flüssigkeiten durchfliessen lässt, so geht weit mehr Wasser zur Salzlösung über als ohne den Strom. Durchfliesst aber der Strom die Flüssigkeiten in der Richtung vom Salz zum Wasser, so geht umgekehrt mehr Salz zum Wasser über, und es kann hier sogar die Endosmose sich umkehren, d. h. es kann die Flüssigkeitsmenge auf der Seite des Salzes ab- und auf der Seite des Was-

sers zunehmen. **Das endosmotische Aequivalent der Körper in Bezug auf Wasser wird also vergrössert, wenn der positive Strom vom Wasser zur Lösung geht, und es wird verkleinert im umgekehrten Fall** *).

Das Eiweiss verhält sich bei seinem gewöhnlichen Vorkommen in den Organismen, wobei es an Alkali gebunden ist, als Natron- und Kalialbuminat, wie eine schwache Säure. Wenn also das Eiweiss mit den Salzen, mit welchen es vereinigt zu sein pflegt, der Diffusion gegen Wasser ausgesetzt und zugleich ein galvanischer Strom durch die Flüssigkeiten geleitet wird, so tritt folgendes ein: geht der positive Strom in der Richtung von der Eiweisslösung zum Wasser, so treten die Salze zum Wasser über, das Eiweiss aber bleibt am positiven Pol zurück; geht der Strom vom Wasser zur Lösung, so tritt das Wasser zur Lösung und gleichzeitig das Eiweiss zum Wasser über und schlägt sich hier am positiven Pol nieder. Das Eiweiss bewegt sich also wie die Säuren vom negativen zum positiven Pol.

Das Eiweiss schlägt sich zugleich in diesen Fällen in fester Form an dem Pol nieder, da das anfänglich vorhandene lösliche Alkalialbuminat zersetzt wird, indem das Alkali zum negativen und das Albumin zum positiven Pol wandert. Wird Eiweiss in einer Säure gelöst, so verhält es sich gerade umgekehrt: es spielt dann die Rolle eines schwachen Alkali und scheidet sich am negativen Pole aus. Ob eine Eiweissdiffusion unter dem Einfluss galvanischer Ströme auch im Organismus sich findet, ist bis jetzt nicht zu bestimmen. Doch würde durch ihre Annahme die Secretion salzhaltiger Flüssigkeiten aus dem Blute, während in diesem die Albuminate zurückbleiben, sich erklären lassen **).

§. 32. Einfluss der Membran auf die Endosmose.

Getrocknete Membranen zeigen allgemein ein höheres endosmotisches Aequivalent als die gleichen Membranen im frischen oder aufgeweichten Zustand, indem die Durchgangsfähigkeit der Membranen für Wasser bei der Quellung eine kleine Abnahme erleidet, während sie für Salze zunimmt. Deshalb ist das endosmotische Aequivalent für eine und dieselbe Membran nicht unveränderlich, und für verschiedene Membranen zeigt dasselbe bedeutende Unterschiede. Poröse Scheidewände, welche nicht wie die organischen Membranen **quellungsfähig** sind, z. B. Thonwände, verändern ihr endosmotisches Aequivalent nicht. Dadurch werden dieselben zur Feststellung des Einflusses der Enge und Weite der Poren geeigneter als die organischen Membranen.

Wendet man Thonwände von verschiedener Weite der Poren an,

*) **Wiedemann**, die Lehre vom Galvanismus, Bd. 1 S. 376. Poggendorff's Annalen Bd. 99, S. 177.

) von **Wittich, Journal für prakt. Chemie, Bd. 73 S. 18. **Ludwig**. Bericht über die Naturforscherversammlung in Wien, 1856.

so findet man dass bei einer gewissen Porenweite der Einfluss der Scheidewand auf die Diffusion völlig verschwindet: es tritt eine allmälige Mischung aber keine Endosmose mehr ein, d. h. das endosmotische Aequivalent ist der Einheit gleich.

Es ist demnach eine gewisse Enge der Poren erforderlich, damit überhaupt Endosmose und nicht blosse Mischung eintrete. Mit zunehmender Porenenge entfernt sich dann das endosmotische Aequivalent bis zu einer bestimmten Grenze von der Einheit, indem es bei den Körpern mit positiver Endosmose continuirlich steigt und bei jenen mit negativer sinkt. Von dieser Grenze an nähert es sich aber wieder der Einheit, bis endlich eine zweite Grenze erreicht wird, wo weder Endosmose noch Mischung mehr stattfindet, d. h. wo die Scheidewand für den Durchtritt der Flüssigkeiten impermeabel geworden ist. Der erste Grenzpunkt (und wahrscheinlich mit ihm der zweite) variirt erheblich nach der Beschaffenheit der diffundirenden Flüssigkeiten. Bei der Diffusion von Salzlösungen mit Wasser wird der Wendepunkt des Aequivalentes bei einer um so dichteren Beschaffenheit der Membran erreicht, je grösser die Affinität der gelösten Salze zum Wasser ist. Es gibt somit für jede Lösung eine bestimmte, durch die Enge der Zwischenräume bedingte Permeabilität der Membran, bei welcher das Maximum des Aequivalentes liegt. Den nämlichen Einfluss wie die Porenenge hat die Dicke der porösen Scheidewand, indem mit Zunahme derselben sich ebenfalls das Aequivalent bis zu einer gewissen Grenze weiter von der Einheit entfernt.

Die Vergleichung organischer Membranen von verschiedener Beschaffenheit lehrt nun, dass die Enge und Länge der Poren hier vom selben Einflusse ist, wie bei Thonscheidewänden. Es ist desshalb wahrscheinlich, dass die Veränderungen der Diffusion, die man in Folge des Trocknens der Membran, erhöhten Drucks u. s. w. beobachtet, zum grossen Theil auf Veränderungen der Porenenge zurückzuführen sind. Wollte man daher den Einfluss ermitteln, den die Substanz der Membranen vermöge ihrer chemischen und physikalischen Beschaffenheit auf die Diffusion ausübt, so müsste man die verschiedenen Membranen bei gleicher Enge und Länge ihrer Poren mit einander vergleichen können, eine Aufgabe, an deren Lösung kaum zu denken ist. Bis jetzt sind in dieser Beziehung nur die rohesten Unterschiede festgestellt worden. Poröse Thonwände und die meisten organischen, namentlich alle thierischen Membranen lassen, wenn man Wasser mit Weingeist diffundiren lässt, das Wasser in überwiegender Menge zum Weingeist gehen. Eine Kautschukhaut dagegen oder eine Collodiummembran lässt den Weingeist in grösserer Menge zum Wasser gehen. Diese Eigenschaft hängt unmittelbar mit der Imbibitionsfähigkeit der Membranen zusammen. Alle jene Membranen, welche den Durchgang des Wassers zum Weingeist begünstigen, quellen auch im Wasser leichter, während diejenigen, die den

Durchgang des Weingeistes begünstigen, den Weingeist mit grösserer Energie imbibiren.

Buchheim hat den Satz aufgestellt, dass bei einer Membran mit weiten Poren das endosmotische Aequivalent eines Salzes um so kleiner ausfalle, je grösser die Affinität desselben zum Wasser sei, dass dagegen bei sehr dichten Membranen die endosmotischen Aequivalente den Affinitäten der Salze zum Wasser proportional seien. Dieser Satz folgt unmittelbar aus dem oben allgemein formulirten Gesetz. Ueber das Verhältniss der endosmotischen Aequivalente bei der Anwendung verschiedener Membranen gibt die folgende Tabelle Aufschluss, die den Versuchen von Harzer entnommen ist*).

	Rinderblase.	Schweinsblase.	Rinderpericardium.	Collodiummembran.
Na Cl	6,460	4,335	4,000	10,200
K Cl	5,601	—	3,891	13,632
Na O SO_3	18,754	12,231	8,915	6,097
KO SO_3	13,908	11,700	8,181	4,147

Von den hier angewandten Membranen ist die Collodiumhaut die dichteste, die Rinder- und Schweinsblase sind am wenigsten dicht, das Pericardium steht in der Mitte. An Affinität zum Wasser werden die schwefelsauren Salze der Alkalien von den Chlorsalzen übertroffen. Man ersieht dem entsprechend, dass bei der Diffusion der schwefelsauren Salze durch die Collodiumhaut das Maximum des Aequivalentes schon überschritten ist, während es bei den Chlorsalzen hier vielleicht erst erreicht wird.

Den Einfluss des Trocknens thierischer Membranen lässt folgende Versuchsreihe an einer getrockneten und allmälig während der Diffusion quellenden Pericardiumhaut erkennen. Die diffundirenden Flüssigkeiten sind Kochsalzlösung und Wasser.

	Grösse des		Endosmotisches
	Salzstroms	Wasserstroms	Aequivalent
Erste Stunde	0,324	1,815	5,6
Zweite Stunde	0,373	1,687	4,5
Dritte Stunde	0,368	1,820	4,9
Vierte Stunde	0,434	1,791	4,1
Fünfte Stunde	0,414	1,673	4,0
Sechste Stunde	0,399	1,551	3,9**).

Nach Fick nimmt bei Collodiummembranen der Salzstrom zu, während der Wasserstrom constant bleibt.

§. 33. Theorie der Endosmose.

Die Haupterscheinungen der Endosmose lassen sich aus ihrem Zusammenhang mit der Imbibitionsfähigkeit der Membranen erklären. Wenn eine Membran die Neigung hat Wasser zu imbibiren, so beweist dies, dass ihre Substanz eine gewisse Anziehungskraft gegen das Wasser ausübt. Jede imbibitionsfähige Membran quillt desshalb auch in Wasser

*) Harzer, Vierordt's Archiv 1856, S. 194.

**) Adrian in Eckhards Beiträgen Bd. 2 S. 187.

mehr auf als in einer Salzlösung. Bringt man nun eine Membran auf ihrer einen Seite mit Wasser, auf ihrer andern Seite mit Salzlösung in Berührung, so wird die Membran zwar von beiden in sich aufnehmen, doch von dem Wasser mehr als von der Salzlösung. Der Austausch beider Flüssigkeiten muss aber nothwendig durch Poren stattfinden, welche die Membran besitzt. In jeder Pore wird also, da die Substanz der Membran vorwiegend das Wasser anzieht, diejenige Flüssigkeitsschichte, welche unmittelbar der Porenwandung anliegt, weniger Salz enthalten. Es werden demnach die von beiden Seiten eindringenden Flüssigkeiten sich in der Weise vertheilen, wie es in Fig. 9 angedeutet ist. Befindet sich auf der Seite A Wasser, auf der Seite B Salzlösung, so werden sich in der centralen Schicht C beide vielleicht annähernd gleichförmig mischen. An der Wand w aber wird sich fast reines Wasser befinden.

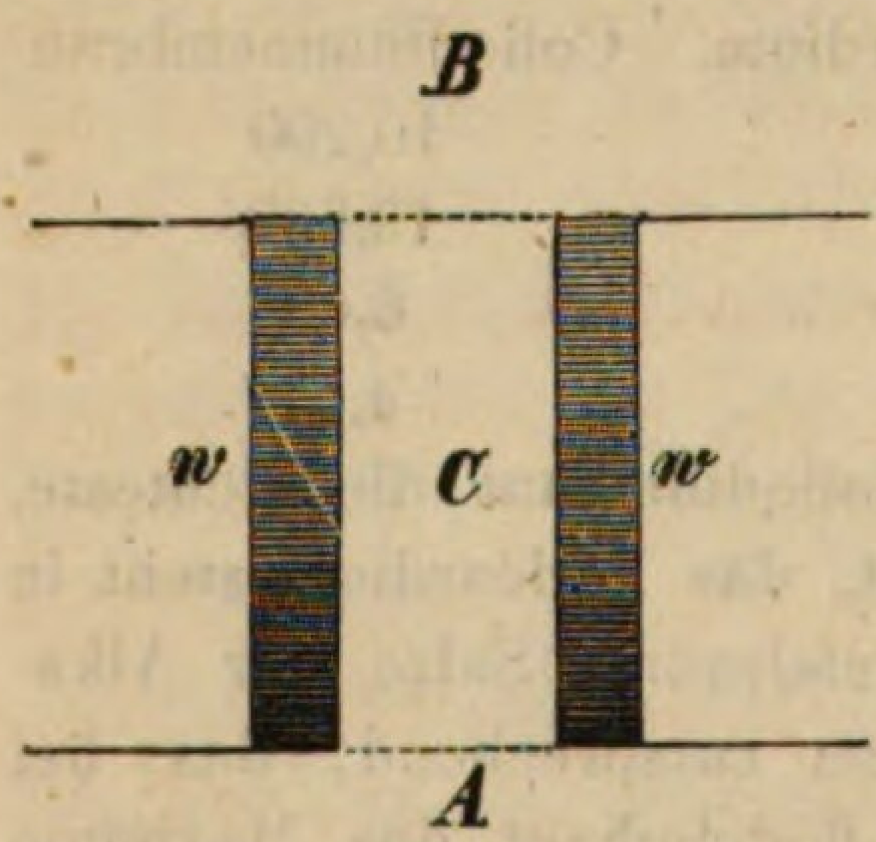


Fig. 9.

Der Grund dafür, dass die beiden Flüssigkeiten nicht in dieser Anordnung ruhend innerhalb der Pore verbleiben, liegt nun in der Anziehung, welche sie beide auf einander ausüben, und die Geschwindigkeit, mit welcher der Austausch durch die Pore geschieht, ist daher auch um so grösser, je grösser jene Anziehung ist. Dieser Austausch kann nun aber eben wegen jener eigenthümlichen Anordnung, in welcher sich die Flüssigkeiten durch die Pore bewegen müssen, nicht in der Weise erfolgen wie bei der freien Diffusion ohne Dazwischenkunft einer Membran, d. h. es kann nicht für jedes Theilchen Wasser, das nach oben tritt, ein gleich grosses Theilchen Salzlösung nach unten treten. Annähernd ist dies nur in der centralen Schichte C verwirklicht, in dieser findet eine ziemlich gleichmässige Bewegung des Salzes nach unten und des Wassers nach oben statt. In der Wandschichte w aber wiegt, weil sie fast nur Wasser führt, auch die Bewegung nach oben vor. Die Endosmose, die das Gesammtresultat dieser Vorgänge darstellt, zeigt also während des Austausches eine Volumzunahme bei B und eine Volumabnahme bei A. Uebrigens muss zugleich die mittlere Geschwindigkeit, mit welcher die Bewegung der Wandschichte erfolgt, eine langsamere sein, denn die der Wand nächsten Flüssigkeitstheilchen werden so stark von ihr angezogen, dass sie ruhend adhäriren, und die von ihr entfernteren bewegen sich erst, wenn die Attraction des Salzes über die Attraction der Wand zu überwiegen beginnt.

Aus der Anziehung, welche die Substanz der meisten organischen Membranen gegen Wasser ausübt, erklärt es sich, dass in den meisten Fällen, wenn ein Salz gegen Wasser diffundirt, mit steigender Concentration der Salzlösung das endosmotische Aequivalent wächst, denn es muss hierbei das Missverhältniss zwischen der gegen das Wasser und

die Salzlösung ausgeübten Anziehung immer grösser werden. Das hierdurch bedingte Wachsen des endosmotischen Aequivalentes mit steigender Concentration zeigt sich jedoch nur bei denjenigen Salzen, deren Lösungen ebenfalls leicht von der Membran imbibirt werden, z. B. beim Kochsalz. Solche Salze, deren Lösungen nicht leicht imbibirt werden und die daher im Allgemeinen ein höheres Aequivalent besitzen, wie das Glaubersalz, zeigen das entgegengesetzte Verhalten: ihr endosmotisches Aequivalent steigt mit abnehmender Concentration. Hieraus müssen wir schliessen, dass nicht bloss die Anziehung der Membran gegen das Wasser, sondern auch ihre Anziehung gegen das Salz das endosmotische Aequivalent wesentlich mitbestimmt, so dass, wenn die Anziehung der Membran gegen das Wasser sehr viel grösser wird als ihre Anziehung gegen das Salz, sie dem Salzstrom Wassertheilchen entzieht und dieselben zurückhält; dies wird dann um so mehr eintreten, je concentrirter die Salzlösung ist.

Auf die langsame Bewegung der Wandschichte muss es auch offenbar bezogen werden, dass eine Grenze existirt, von der an bei weiterer Verengerung der Poren das Aequivalent, d. h. die Grösse des Wasserstroms, wieder abnimmt: bei einem bestimmten, für jedes Salz aber andern Durchmesser der Pore wird die Wasseranziehung der Wandung noch auf den centralen Flüssigkeitsfaden einwirken und dadurch die Geschwindigkeit des Wasserstroms verlangsamen, während die Geschwindigkeit des Salzstroms dieselbe bleibt. Auf dasselbe Moment ist ferner der Einfluss der Temperatur zurückzuführen: die Erhöhung der Temperatur lässt die Bewegung beider Diffusionsströme zunehmen, sie wirkt aber auf den Wasserstrom in höherem Grade beschleunigend als auf den Salzstrom, indem sie die Adhäsion des Wassers zur Porenwandung verringert.

Wir haben somit die endosmotischen Erscheinungen im Ganzen auf folgende Ursachen zurückgeführt: 1) auf die Anziehungskraft, welche die beiden Flüssigkeiten auf einander ausüben, 2) auf die relative Anziehungskraft, welche die Substanz der Membran gegen beide diffundirende Flüssigkeiten ausübt und wodurch theils die Anordnung der Flüssigkeiten theils die Geschwindigkeit der einzelnen Flüssigkeitsschichten innerhalb der Pore bestimmt wird, 3) auf die Enge der Poren, durch welche die Flüssigkeiten diffundiren, und 4) auf die Ueberwindung der Adhäsion an der Porenwandung in Folge erhöhter Temperatur.

Aus der Anziehung der Porenwandungen gegen das Wasser hat zuerst Brücke die Diffusionserscheinungen abgeleitet. Wir haben versucht auf der Grundlage dieser durch die Quellungs- und Filtrationserscheinungen (§. 21 u. 26) unterstützten Annahme die einzelnen seither bekannt gewordenen Erfahrungen zu erklären.

Leicht lassen sich aus der hier gegebenen Theorie die Veränderungen ab-

leiten, welche das endosmotische Aequivalent mit der allmäligen Imbibition der Membran erfährt. Eine trockene Membran zieht das Wasser weit mehr an als eine feuchte und begünstigt daher relativ den Wasserstrom. Eine Collodiumhaut lässt z. B. anfangs fast nur Wasser und gar kein Salz durch. Erst wenn sie sich mit Wasser imbibirt hat, wird sie für das Salz permeabel. Dies erklärt sich daraus, dass erst die feuchte Membran, eben wegen ihres Wassergehaltes, eine Anziehung auch auf die Salztheilchen ausübt. Dass bei einer porösen Thonwand diese Verschiedenheit nicht stattfindet ist wohl darin begründet, dass die Thonwand grössere Poren besitzt, in welchen rasch ein Gleichgewichtszustand in der Vertheilung der Flüssigkeitsschichten eintreten muss. Bei den meisten organischen Membranen sind wahrscheinlich die Poren von sehr verschiedener Grösse, und ist daher der Vorgang ohne Zweifel ein complicirter, indem durch die grösseren Poren schnell eine gleichmässige Diffusion sich herstellt, während die Diffusion durch die kleineren Poren in allmäliger Veränderung begriffen ist. Die Unterscheidung Fick's einer Diffusion durch gröbere Poren und einer solchen durch feinere Interstitien hat daher eine gewisse Berechtigung. Durchaus hypothetisch ist es aber, wenn derselbe die letztere als eine Diffusion durch Molecularinterstitien von der Porendiffusion trennen will. Ob durch eigentliche Molecularinterstitien eine Diffusion erfolgt, scheint uns bei der bedeutenden Wasserattraction der Gewebe sehr zweifelhaft *).

§. 34. Diffusion zwischen Gasen und Flüssigkeiten durch organische Membranen.

Die Diffusion zwischen Gasen und Flüssigkeiten wird durch den Zwischentritt einer feuchten organischen Membran im Wesentlichen nicht geändert. Sie geschieht einfach nach den Gesetzen der Absorption. Das Gas wird von der feuchten Membran absorbirt und dann an die von der Membran umschlossene Flüssigkeit abgegeben. Enthält diese Flüssigkeit selbst schon ein Gas absorbirt, so wird ein Theil des letzteren ausgeschieden und dafür ein Theil des umgebenden Gases aufgenommen. Die quantitativen Verhältnisse dieser Abgabe und Aufnahme richten sich lediglich theils nach den Absorptionscoëfficienten der Gase, theils nach dem in der Flüssigkeit einerseits, in der dieselbe umgebenden Atmosphäre anderseits bestehenden Gasdruck. Die Gase mit grösseren Absorptionscoëfficienten, wie Ammoniak oder Kohlensäure, werden von den feuchten Geweben in grösserer Menge aufgenommen als der Sauerstoff oder gar der Stickstoff und Wasserstoff. Unter dem Absorptionscoëfficienten versteht man dasjenige Volum Gas, welches 1 Volum Wasser bei 0° C. und 760 Mm. Gasdruck aufnimmt. Mit steigender Temperatur verringert sich das Absorptionsvermögen, ebenso mit abnehmendem Gasdruck. Nun üben aber, da bekanntlich verschiedene Gase in einander wie in den luftleeren Raum diffundiren, nur die Theilchen eines und desselben Gases einen Druck

*) Brücke, Poggendorff's Annalen, Bd. 58. Fick, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, Bd. 3.

auf einander aus. Die Absorption ist also ausser von der specifischen Anziehung, welche die Flüssigkeit auf das Gas ausübt, von der Menge abhängig, in welcher sich das Gas in der äusseren Atmosphäre befindet: je grösser diese ist, um so höher wird der Gasdruck, um so mehr Gas absorbirt also die Flüssigkeit. Die Gasabsorption hört auf, sobald Gleichgewicht der Gasspannung in der Flüssigkeit und ausserhalb derselben eingetreten ist. Nimmt aus irgend einer Ursache der äussere Gasdruck ab, aber der Gasdruck innerhalb der Flüssigkeit zu, so muss nun ein umgekehrter Gasstrom, aus der Flüssigkeit in die umgebende Atmosphäre, eintreten, so lange bis wieder Gleichgewicht stattfindet. Wir werden in den folgenden §§. erfahren, dass innerhalb der Pflanzen- und Thierzelle fortan Ursachen wirken, welche jenes Gleichgewicht der Gasspannungen stören. Diese Ursachen sind chemische Vorgänge, welche in der Mehrzahl der Elementarorganismen eine stetige Quelle der Kohlensäurebildung und des Sauerstoffverbrauchs, in einer kleineren Zahl eine um so reichlichere Quelle der Sauerstoffentwicklung und des Kohlensäureverbrauchs abgeben. Durch solche fortwährende Störungen des Gleichgewichts muss aber offenbar ein continuirlicher Gaswechsel zwischen den feuchten Zellen und der Atmosphäre unterhalten werden. Jene Zellen, in welchen fortan die Kohlensäurespannung wächst und die Sauerstoffspannung abnimmt, werden stetig Kohlensäure aushauchen und atmosphärischen Sauerstoff aufnehmen. Jene Zellen dagegen, in welchen sich die Sauerstoffspannung vergrössert und die Kohlensäurespannung vermindert, werden fortan Sauerstoff aushauchen und Kohlensäure absorbiren, der bei ihrer geringen Menge in der Atmosphäre ein bedeutender Absorptionscoëfficient zu statten kommt.

Wir werden sehen, dass der Gaswechsel der Zellen in den hier bezeichneten Richtungen in der That stattfindet. Aber wir wollen schon jetzt hervorheben, dass derselbe zu seinem grössten Theil durch chemische Anziehungen bedingt ist, welche neben den hier erörterten mechanischen Verhältnissen wirksam sind.

Die Absorptionscoëfficienten der wichtigeren für den Organismus in Betracht kommenden Gase sind folgende:

Stickstoff	= 0,01478	Kohlensäure	= 1,0020
Wasserstoff	= 0,01931	Schwefelwasserstoff	= 3,2326
Sauerstoff	= 0,02989	Ammoniak	= 727,2.

Ueber Absorption und Diffusion der Gase im Allgemeinen vgl. meine med. Physik S. 145 u. f.

B. Der chemische Stoffwechsel der Zelle.

§. 35. Vergleichung des Stoffwechsels in der Pflanzen- und Thierzelle.

Die heutigen Hülfsmittel der Wissenschaft reichen noch nicht hin, den chemischen Stoffwechsel einer einzelnen Zelle zu verfolgen. Unsere

Kenntniss desselben beschränkt sich grossentheils auf die Schlussfolgerungen, die wir aus dem Stoffwechsel grösserer Zellenaggregate ziehen können. Selbst unter dieser Beschränkung ist aber vorzugsweise nur eine Seite des Zellenstoffwechsels der Beobachtung zugänglicher, der Gaswechsel der Zelle, und aus diesem können wir zwar auf die allgemeine Richtung des Stoffwechsels Schlüsse ziehen, die einzelnen Acte desselben, die Entstehungsweisen seiner einzelnen Producte sind aber grossentheils noch unerklärt.

Wahrscheinlich bei allen lebenden Zellen wechseln mehr oder minder intensiv Aufnahme und Abgabe von Sauerstoff und Kohlensäure. Manche Zellen entnehmen Kohlensäure ihrer Umgebung und scheiden Sauerstoff aus, indem sie den aufgenommenen Kohlenstoff in der Form organischer Verbindungen in sich ablagern. Andere absorbiren Sauerstoff und geben die von der langsamen Verbrennung organischer Verbindungen herstammende Kohlensäure ab. Die Zellen der ersten Art sind Reductionszellen, ihre Thätigkeit ist eine assimilirende. Die Zellen der zweiten Art sind Oxydationszellen, ihre Thätigkeit ist eine zersetzende. Dort wird im Allgemeinen die Quantität des organischen Stoffes vergrössert: die Zellen wachsen oder vermehren sich; hier wird die Quantität des organischen Stoffes vermindert: die Bestandtheile der Zellen werden zerstört, indem sie sich allmälig in unorganische Verbindungen auflösen.

In der Pflanzenzelle ist der Reductionsvorgang an das Vorhandensein des grünen Farbstoffs gebunden. Nur die chlorophyllhaltigen Zellen nehmen Kohlensäure auf und scheiden Sauerstoff aus, ausserdem vollzieht sich dieser Gaswechsel ausschliesslich im Lichte. Dagegen athmen die chlorophyllhaltigen Zellen in der Dunkelheit und alle übrigen fortwährend Sauerstoff ein und secerniren Kohlensäure. Als Träger dieses oxydirenden Gaswechsels muss höchst wahrscheinlich das farblose Protoplasma betrachtet werden. An der animalischen Zelle ist nur ein oxydirender Gaswechsel nachgewiesen. Wie das Chlorophyll die Aufnahme und Reduction der Kohlensäure, so vermittelt der rothe Farbstoff der Blutzellen durch seine Verwandtschaft zum Sauerstoff hauptsächlich die Oxydation der animalischen Gewebsstoffe. Doch finden sich, wie in der Pflanzenzelle Oxydationen, so ohne Zweifel auch in der thierischen Zelle Reductionen. Aber diese scheinen nicht an bestimmte Substrate gebunden zu sein, sondern oft in denselben Elementartheilen neben Oxydationsvorgängen einherzugehen und daher von letzteren verdeckt zu werden. Für das Vorkommen solcher Reductionsvorgänge zeugt die Bildung von stickstofffreien und sauerstoffarmen Körpern innerhalb thierischer Zellen, namentlich die fettige Veränderung von Zelleninhalt und die Entstehung des stickstoff- und sauerstoffarmen Protagons. (§. 10.) Diese Fette und fettähnlichen Körper bilden sich wahrscheinlich durch eine Spaltung der ursprünglich den Zellen-

inhalt bildenden Eiweissstoffe, indem letztere in einen zurückbleibenden stickstofffreien und sauerstoffarmen Paarling und in einen sogleich der weiteren Zersetzung anheimfallenden stickstoff- und sauerstoffreichen Paarling zerlegt werden. Eine solche Zerlegung ist in Bezug auf den zurückbleibenden Körper ein Reductionsprocess, wenn auch die Reduction nicht, wie in der Pflanzenzelle, bis zur Abscheidung freien Sauerstoffs fortschreitet. Ebenso setzt die Bildung von Fettsäuren aus Kohlenhydraten, wenn eine solche, wie von Vielen angenommen wird, auch in animalischen Zellen stattfindet, unzweifelhaft eine Desoxydation voraus. Es ist aber leicht erklärlich, wie solche Reductionen vollständig durch Oxydationsvorgänge verhüllt werden, da diese nicht nur unabhängig nebenherlaufen können, sondern da auch die in Folge der Reduction entstandenen Producte oft alsbald wieder dem Verbrennungsprocess anheimfallen.

Der grüne Farbstoff der Pflanzenzelle erzeugt durch Reduction der aufgenommenen Kohlensäure in der Regel wahrscheinlich bloss einen stickstofffreien Pflanzenbestandtheil, das Amylum; nur in seltenen Fällen scheint statt dessen sogleich Zucker gebildet zu werden. Diese Beziehung des Chlorophylls zur Amylumbildung wird durch die Thatsache erwiesen, dass innerhalb des Chlorophylls in Folge der Lichtbestrahlung Stärkekörnchen auftreten. In nicht grünen Organen wird die Stärke nicht erzeugt, wohl aber wird sie zu denselben von den grünen Theilen aus mechanisch übergeführt. Dagegen kann die Stärke in Zellen jeder Art in andere stickstofffreie Körper, Kohlenhydrate oder auch Fette, übergehen. Die nächste Stufe ist hierbei wahrscheinlich immer die Umwandlung der Stärke in Zucker, worauf der letztere erst theils in andere Kohlenhydrate, Zellstoff, Gummi, theils in Pflanzenfette sich umwandelt. Die Art und Weise dieser Metamorphosen ist grossentheils noch unbekannt. Dasselbe gilt von der Bildung des Amylums selbst. In letzterer Hinsicht lässt sich nur aussagen, dass die assimilirende Thätigkeit des Chlorophylls sich wahrscheinlich nicht auf die Umwandlung der aufgenommenen Stoffe, Kohlensäure und Wasser, beschränkt, sondern dass seine eigene Substanz an der chemischen Metamorphose Theil nimmt. Hierfür zeugt der oft nachweisbare allmälige Verbrauch des grünen Farbstoffs in Folge der assimilirenden Thätigkeit.

Weit dunkler noch als die Bildung der stickstofffreien Bestandtheile ist die Entstehung der stickstoffhaltigen Körper, namentlich der Eiweisskörper, in der Pflanzenzelle. Eiweisskörper sind für jede chemische Thätigkeit innerhalb der organischen Zelle, auch für die Bildung der stickstofffreien Bestandtheile, unerlässlich. Das Chlorophyll selbst ist ohne Zweifel ein Umwandlungsproduct der protoplasmatischen Eiweisssubstanzen. So weit die letzteren zum Beginn der Vegetation erforderlich sind, haben sie sich aber nicht in der Pflanzenzelle neu gebildet, sondern sind ihr von ihrem Mutterorganismus mitgegeben. In den Zel-

len der Reservestoffbehälter angehäuft bewegt sich das protoplasmatische Eiweiss beim Beginn der Vegetation in die Vegetationszellen, und hier geht unter der Einwirkung des Lichtes jene Umwandlung vor sich, welche zur Bildung des grünen Farbstoffes führt. Eine Neubildung von Eiweiss findet erst statt, nachdem die Bildung von stickstofffreien Körpern, von Kohlenhydraten und Fetten, vorangegangen ist, und zwar muss zum Zwecke der Eiweisserzeugung in der Pflanzenzelle ein Kohlenhydrat mit stickstoffhaltigen Körpern (salpetersauren oder Ammoniaksalzen) zusammentreffen. Chlorophyllfreie Zellen, welchen die Fähigkeit Kohlenhydrate aus Kohlensäure und Wasser zusammenzusetzen mangelt, können daher nur dann Eiweiss bilden, wenn ihnen neben einem stickstoffhaltigen Körper ein Kohlenhydrat dargeboten wird. Die Genese der Albuminstoffe bestätigt so die über ihre moleculäre Constitution aus einem stickstoffhaltigen und stickstofffreien Paarling früher ausgesprochene Vermuthung (§. 9).

Weit mangelhafter noch ist die Entstehungsweise der die thierische Zelle zusammensetzenden Stoffe erforscht. Früher nahm man an, dass die thierische Zelle nicht die Fähigkeit besitze, irgend einen der histogenetischen Stoffe zu erzeugen, sondern dass sie dieselben direct von aussen beziehe und in wenig modificirter Form zu ihrem Aufbau verwende. Die assimilirende Thätigkeit der thierischen Zelle sollte sich also im wesentlichen auf die Umwandlung der von der Pflanze bezogenen Kohlenhydrate, Fette und Eiweisskörper in Stoffe derselben Art beschränken. Diese Ansicht ist jedoch gegenwärtig als widerlegt zu betrachten. Unzweifelhaft ist es, dass ein Theil des thierischen Fettes aus einer Zerspaltung von Eiweisskörpern hervorgeht; ein anderer Theil wird vielleicht durch Umwandlung von Kohlenhydraten gebildet. Beide Modalitäten der Fetterzeugung stimmen überein mit der Entstehung des pflanzlichen Fettes. Ferner werden unzweifelhaft in thierischen Zellen Kohlenhydrate (Glykogen, Zucker) gebildet; man neigt zu der Ansicht, die übrigens noch durch eingehendere Untersuchungen zu begründen ist, dass dieselben, ähnlich wie die von der Thierzelle gebildeten Fette, aus einer Zerspaltung von Eiweisskörpern hervorgehen. Jedenfalls steht fest, dass für die Erzeugung von Kohlenhydraten die Zufuhr von Albuminstoffen unerlässlich ist, und dass jene Erzeugung fortdauert, auch wenn nur Albuminstoffe zugeführt werden. Anderseits ist jedoch ebenfalls constatirt, dass die Zuckerproduction der animalischen Zelle durch Zufuhr von Kohlenhydraten in der Nahrung gesteigert wird. Hiernach scheinen wir für die dem Thierkörper eigenthümlichen Zuckerarten, namentlich für das Glykogen und den Milchzucker, vielleicht auch für den Zucker der Muskeln, des Gehirns u. s. w., eine gemischte Entstehungsweise annehmen zu sollen: eine solche durch Spaltung von Eiweisskörpern und eine solche durch Umwandlung aufgenommener Kohlenhydrate. Es ist übrigens hervorzuheben, dass sich auch im letztern

Fall in der Thierzelle eine chemische Metamorphose vollzieht, die wir ausserhalb derselben nicht hervorzurufen vermögen. Denn wir können bis jetzt den Traubenzucker nicht künstlich in Glykogen oder Milchzucker überführen. Aber wir können ebensowenig aus Zucker Cellulose oder Amylum erzeugen, während sich doch in der vegetabilischen Zelle unzweifelhaft die erstere und vielleicht auch die zweite Umwandlung (s. §. 45) vollzieht. Wir müssen eben annehmen, dass wir von den mannigfaltigen Bedingungen, welche in der Pflanzen- und Thierzelle für die Umwandlung der verschiedenen Kohlenhydrate in einander existiren, nur wenige künstlich nachahmen können.

Vergleichen wir die chemischen Producte, welche einerseits die vegetabilische, anderseits die animalische Zelle liefert, so scheint, abgesehen von den immerhin meist verschiedenen Wegen, auf welchen hier und dort Verbindungen der gleichen chemischen Gruppe gebildet werden, dennoch nur die Eiweisserzeugung als eine der pflanzlichen Zelle ausschliesslich zukommende Function stehen zu bleiben. Wenn so schon hinsichtlich der assimilirenden Thätigkeit der früher angenommene Gegensatz zwischen Pflanzen- und Thierzelle zum Theil geschwunden ist, so gilt dies in noch höherem Grade hinsichtlich der Zersetzung, welcher die Zellenbestandtheile in Folge der Oxydation durch den aufgenommenen Sauerstoff verfallen. Aus den Kohlenhydraten geht in beiden Naturreichen eine Reihe fixer Säuren (Aepfelsäure, Oxalsäure, Milchsäure u. s. w.) hervor, die durch fortgesetzte Oxydation endlich zu Kohlensäure und Wasser verbrennen. Die in die Zusammensetzung der Fette eingehenden Fettsäuren liefern zunächst flüchtigere, sauerstoffreichere Glieder der Fettsäurereihe, welche schliesslich in dieselben Endproducte zerfallen. Die Eiweisskörper zerspalten sich in einen stickstofffreien und in einen stickstoffreichen Paarling. Ihre Zersetzung entspricht also ihrer Bildung. Der stickstofffreie Paarling, Kohlenhydrat oder Fett, kann noch bestimmte Functionen erfüllen: so bleibt namentlich das aus Eiweisskörpern hervorgegangene Fett häufig längere Zeit als Zelleninhalt erhalten, bis es die oben erwähnten Oxydationsstufen durchläuft. Der stickstoffhaltige Paarling, ein basischer, indifferenter oder saurer Körper, wird endlich durch fortgesetzte Oxydation und Spaltung in Kohlensäure, Wasser und Ammoniak zerlegt. Die stickstoffhaltigen Basen und Extractivstoffe des Pflanzen- und Thierleibes, der Harnstoff und die Harnsäure sind die wichtigsten dieser Zersetzungsproducte des Eiweisses.

Vom chemischen Gesichtspunkte aus hat man früher die Pflanzensäuren als die nächsten Producte des in der grünen Pflanzenzelle vor sich gehenden Reductionsprocesses angesehen. In der That lässt sich z. B. die Oxalsäure nach folgender Formel aus der Kohlensäure entstanden denken: $2\,(CO_2) - O = C_2O_3$ (Oxalsäure); ferner die Aepfelsäure aus der Oxalsäure: $2\,(C_2O_3) + 2\,H - 2\,O = C_4H_2O_4$ (Aepfelsäure), u. s. w. Die mikroskopische Beobachtung hat jedoch

gelehrt, dass die nächsten Assimilationsproducte des Chlorophylls der Reihe der Kohlenhydrate angehören, und zwar ist nach Jul. Sachs das Amylum in der Regel der zuerst gebildete Körper. Da wir nun ferner organische Säuren (Essigsäure, Milchsäure, Bernsteinsäure) bei der Gährung der Kohlenhydrate leicht auch künstlich erhalten können, so ist es wahrscheinlich, dass nicht, wie Liebig angenommen hatte, aus den zuerst gebildeten organischen Säuren durch weitere Reduction die Kohlenhydrate, sondern dass umgekehrt aus den zuerst gebildeten Kohlenhydraten durch Oxydation die organischen Säuren entstehen. Dieser Stufenfolge entspricht auch die Bildung der Milchsäure in der Thierzelle. Die Beobachtung zeigt, dass die Amylumbildung, ebenso wie die Aufnahme von Kohlensäure und die Abgabe von Sauerstoff, durchaus an das Vorhandensein von Chlorophyll und Licht gebunden ist. Bringt man die grünen Pflanzentheile ins Dunkle, so werden sie allmälig gelb, und die Amylumbildung hört auf. Die letztere kann aber bei erneuter Bestrahlung von neuem beginnen, indem zugleich die grüne Farbe des Chlorophylls sich wieder herstellt.

Dass die Entstehung der Eiweisskörper einerseits das Vorhandensein stickstoffhaltiger Materien und anderseits fertig gebildete Kohlenhydrate voraussetzt, ist durch die Versuche von Pasteur erwiesen worden. Derselbe fand, dass sich die Hefezellen in einer gährenden Flüssigkeit vermehrten, so lange in der letzteren Zucker und entweder stickstoffhaltige organische Substanzen oder salpetersaure und Ammoniaksalze vorhanden waren. Chlorophyllfreie Zellen können also nur dann Eiweiss bilden, wenn ihnen neben stickstoffhaltiger Materie ein Kohlenhydrat dargeboten wird. Die Bildung von Eiweiss aus Kohlensäure, Wasser und Ammoniak oder Salpetersäure setzt dagegen die vorherige Wirksamkeit chlorophyllhaltiger Zellen voraus *).

Wir kennen die chemische Umsetzung, durch welche sich in den Chlorophyllzellen aus Kohlensäure und Wasser Kohlenhydrate bilden, ebensowenig wie die chemischen Vorgänge bei der Assimilation des Stickstoffs aus dem Ammoniak und der Salpetersäure. Doch geben uns im letzteren Fall die künstlichen Erzeugungsweisen zusammengesetzterer stickstoffhaltiger Körper aus diesen binären Verbindungen einige Anhaltspunkte. Wir sehen nämlich solche zusammengesetztere Körper theils bei der Substitution der Wasserstoffatome des Ammoniaks durch organische Radicale theils bei der Einführung der niedrigeren Oxydationsstufen des Stickstoffs in organische Verbindungen (Nitrosubstitutionsproducte) entstehen. Dem entspricht, dass die Salpetersäure bei ihrer Assimilation durch die pflanzliche Zelle reducirt wird (Knop und Stohmann). Zu einer Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs in unverbundenem Zustand ist jedenfalls weder die pflanzliche noch die thierische Zelle befähigt Beobachtungen, welche dieser Annahme früher das Wort zu reden schienen, erklären sich heute ungezwungen aus der Unbekanntschaft mit vielen der Bedingungen, durch welche der atmosphärische Stickstoff in die Verbindungen des Ammoniaks und der Salpetersäure übergeführt werden kann. (S. hierüber § 36.)

Um die Entstehung der Fette aus Kohlenhydraten zu erklären, muss man, wie Liebig gezeigt hat, zwei chemische Processe annehmen: erstens einen Gährungs- und Reductionsprocess, bei welchem als eines der Spaltungsproducte Fettsäure entsteht, zweitens einen Oxydationsprocess, durch welchen aus Kohlen-

*) Liebig, chem. Briefe, 4. Aufl. Jul. Sachs, Experimentalphysiologie der Pflanzen, Leipzig 1865. Pasteur, ann. chim. et phys. 3. sér. t. 64. 1862.

hydrat (Zucker) die Fettbasis hervorgeht ($C_{12}H_{12}O_{12} + 3O = C_9H_6O_3 + 6HO + 3CO_2$). Die Bildung von Fettsäure müssten wir uns hiernach etwa nach Analogie der Milch- oder Buttersäuregährung denken, bei welcher letzteren z. B. 1 Atom Zucker in 4 Atome Wasserstoff und Kohlensäure und in 1 Atom Buttersäurehydrat zerfällt ($C_{12}H_{12}O_{12} = 4H + 4CO_2 + C_8H_8O_4$). Uebrigens ist es noch nicht gelungen, in dieser Weise künstlich fette Säuren zu erzeugen. Wenn aber auf dem angedeuteten Weg in der Pflanzenzelle Fette entstehen sollten, so liegt im Ganzen ebenso viel Wahrscheinlichkeit vor, dass sie auch in der thierischen Zelle auf ähnliche Weise erzeugt werden können, und die vermehrte Fett- oder Wachsproduction im Thierorganismus (besonders bei der Biene) in Folge von Zuckerzufuhr scheint dieser Annahme das Wort zu reden. Trotzdem ist die directe Bildung von Fetten aus Kohlenhydraten neuerdings für den thierischen Organismus bezweifelt worden, indem man annimmt, dass die thierischen Fette, insoweit sie nicht als solche aufgenommen werden, immer aus der Zerspaltung von Albuminaten hervorgehen. Die Aufnahme von Kohlenhydraten soll aber indirect die Fettablagerung begünstigen, da die Kohlenhydrate zunächst oxydirt und zur Wärmebildung verwendet, in Folge dessen aber die gebildeten Fette reservirt werden (Voit). In dem Maasse als die früher ignorirte Fettbildung aus Eiweiss Aufnahme gefunden hat, ist somit die Fettbildung aus Kohlenhydraten zweifelhafter geworden, und allerdings sind vollkommen überzeugende Beweise für den letzteren Bildungsmodus bisher auch in Bezug auf die pflanzliche Zelle nicht geliefert. Namentlich ist hervorzuheben, dass eine Fettsäuregährung aus Kohlenhydraten ausserhalb des Organismus noch nicht hervorgerufen werden konnte, während wir bei der Gährung der Eiweissstoffe stets Körper der Fettsäurereihe auftreten sehen. Hoppe hat ferner gefunden, dass in stehender Milch noch eine längere Zeit der Fettgehalt auf Kosten des Caseïngehalts zunimmt. Ebenso steigt nach einer älteren Beobachtung von Burdach der Fettgehalt gewisser Eier während der Entwicklung auf Kosten der Eiweissstoffe. Endlich kann die Bildung von sogenanntem Leichenwachs oder Adipocire, welches nach Hoppe eine Verbindung fester Fettsäuren mit Ammoniak ist und bei der langsamen Fäulniss von Eiweisskörpern in der Kälte auftritt, ebenfalls für die Fetterzeugung aus Albuminkörpern angeführt werden. Anderseits ist es jedoch nicht unwahrscheinlich, dass die Fettbasis, das Glycerin, aus Kohlenhydraten hervorgehen kann. Denn es ist Berthelot gelungen, neutrale Verbindungen einbasischer Säuren mit Zuckerarten herzustellen, und es muss der Mannit ($C_{12}H_{14}O_{12}$), eine dem gährungsfähigen Zucker verwandte und durch verschiedene chemische Einwirkungen leicht in denselben überzuführende Substanz, nach seinem Verhalten als ein sechsatomiger Alkohol betrachtet werden. Hiernach ist zu vermuthen, dass sämmtliche Kohlenhydrate mehratomige Alkohole oder Aldehyde sind und also zu dem dreiatomigen Glycerylalkohol, dem Glycerin, in naher chemischer Beziehung stehen. Man könnte sich daher vorstellen, dass die Kohlenhydrate dadurch bei der Fettbildung betheiligt seien, dass sie bei ihrer Umsetzung im Organismus in das ihnen verwandte Glycerin übergehen. Direct liesse sich hierfür die Beobachtung Pasteur's anführen, dass die Hefepilze bei der Zuckergährung ausser Alkohol und Kohlensäure etwas Bernsteinsäure und Glycerin liefern, sowie die von Kühne und Radziejewsky ermittelte Thrtsache, dass Thiere bei der Fütterung mit Seifen (palmitinsaurem Natron) grosse Mengen von Fett ansetzen. Es ergeben sich so die folgenden Arten möglicher Fettbildung: 1) direct aus Fettsäuren und Kohlenhydraten, 2) aus Eiweisskörpern, indem dieselben unter ihren

Zersetzungsproducten Fettsäuren und mehratomige Alkohole (Kohlenhydrate, Glycerin) bilden, 3) aus Eiweisskörpern und Kohlenhydraten, wobei die ersteren die Fettsäuren, die letzteren die Fettbasis liefern *).

Zur Veranschaulichung der gesammten Stoffmetamorphose in Pflanzen- und Thierzelle fügen wir hier ein nach der obigen Darstellung entworfenes Schema an.

Pflanzenzelle.

CO_2 HO $NH_3(NO_5)$

Kohlenhydrat

Fett Pflanzensäure Eiweiss

CO_2,HO

Flüchtige Fettsäuren — Fett (oder Kohlenhydrat?) — N-haltiger Paarling (Alkaloid)

CO_2,HO CO_2,HO CO_2,HO, $NH_3(NO_5)$

Thierzelle.

Kohlenhydrat — Fett — Eiweiss

Organische Säure (Milchsäure) — Fett (?) — Flüchtige Fettsäure — Fett oder Kohlenhydrat — N-haltiger Paarling

CO_2,HO CO_2,HO CO_2,HO CO_2,HO,$NH_3(NO_5)$

Bei Betrachtung dieses Schemas fällt unmittelbar in die Augen, dass der gewöhnliche Vergleich zwischen Pflanzen- und Thierzelle, welcher der letzteren genau die umgekehrte Stoffmetamorphose zuschreibt wie der ersteren, durchaus einseitig ist. Richtig ist an dieser Betrachtungsweise nur, dass der Stoffwechsel der Thierzelle nicht mit den binären Endproducten (CO_2,HO,NH_3) beginnt, in welche schliesslich alle Pflanzen- und Thierstoffe zerfallen, sondern dass derselbe, so viel bis jetzt bekannt ist, stets mit den zusammengesetzten organischen Körpern anfängt. Von hier an ist jedoch die chemische Stoffmetamorphose in der animalischen und in der vegetabilischen Zelle im Wesentlichen eine übereinstimmende; nur verläuft in der ersteren der Oxydationsprocess intensiver und schneller. Nun ist, wie wir gesehen haben, die massenhafte Bildung der Kohlenhydrate und indirect auch die Entstehung der Eiweisskörper in der Pflanzenzelle durch die Wirksamkeit des Chlorophylls bedingt, während umgekehrt der intensivste Oxydationsprocess in der thierischen Blutzelle stattzufinden und hier von dem rothen Farbstoff abhängig zu sein scheint. Die Verschiedenheit zwischen Pflanzen- und Thierzelle hängt daher wesentlich mit der Differenz dieser beiden in den chemisch wirksamsten Zellen auftretenden Farbstoffe zusammen.

Viele unter den natürlichen Zersetzungsproducten der Albuminate können auch künstlich durch Oxydation aus einander dargestellt werden. So liefern die Albuminate selbst und ihre Derivate Leucin und Tyrosin nebst Glycin. Das Krea-

*) Liebig, Thierchemie. Hoppe, Virchow's Archiv Bd. 10 u. 17. Bischoff und Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers, 1860. Kühne, physiolog. Chemie, 2. Heft.

tin geht in Sarkosin und Harnstoff über. Die Harnsäure liefert bei ihrer Oxydation Harnstoff, Allantoin, Oxalsäure und Kohlensäure. Der Harnstoff endlich zerfällt durch einfache Aufnahme von 2 Atomen Wasser in Kohlensäure und Ammoniak. Das Verhältniss des Stickstoff- und Sauerstoffgehalts dieser Körper zu ihrem Kohlenstoff ergibt sich aus folgender Zusammenstellung, welche ebensowohl die fortschreitende Oxydation wie die Stickstoffzunahme der stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte veranschaulicht:

Albumin enthält	1 Aeq. N	auf	8	Aeq.	C,
	1 Aeq. O	„	$3^3/_4$	Aeq.	C,
Kreatin enthält	1 Aeq. N	„	$2^2/_3$	Aeq.	C,
	1 Aeq. O	„	2	Aeq.	C,
Harnsäure enthält	1 Aeq. N	„	$2^1/_2$	Aeq.	C,
	1 Aeq. O	„	$1^1/_2$	Aeq.	C,
Glycin enthält	1 Aeq. N	„	4	Aeq.	C,
	1 Aeq. O	„	1	Aeq.	C,
Harnstoff enthält	1 Aeq. N	„	1	Aeq	C,
	1 Aeq O	„	1	Aeq.	C,

Stearinsäure enthält	1 Aeq. O	auf	9	Aeq.	C,
Buttersäure „	1 Aeq. O	„	2	Aeq.	C,
Glycerin „	1 Aeq. O	„	1	Aeq.	C,
Zucker „	1 Aeq. O	„	1	Aeq.	C,
Milchsäure „	1 Aeq. O	„	1	Aeq.	C,
Oxalsäure „	1 Aeq. O	„	$^1/_2$	Aeq.	C.

Was jedoch im Allgemeinen für die Zersetzungsproducte der Albuminate gilt, das gilt desshalb keineswegs für jedes einzelne derselben. So sind z. B. Leucin und Tyrosin minder stickstoffreich und nicht erheblich sauerstoffreicher als Albumin (beide enthalten 1 O auf 3 C, Leucin 1 N auf 12 C, Tyrosin 1 N auf 18 C). Die fetten Säuren sind in der Regel im Verhältniss zu ihrem Kohlenstoffgehalt, wie wir bereits oben bemerkten, sauerstoffärmer als die Albuminate (Stearinsäure und Oelsäure 1 O auf 9 C, Palmitinsäure 1 O auf 8 C).

§. 36. Der Zellenstoffwechsel und die Gährungserscheinungen.

Ehe die Pflanzen- und Thierzelle der Zersetzung ihrer Bestandtheile anheimfällt, sehen wir dieselbe meistens eine längere Zeit unverändert in ihrer Zusammensetzung verharren. Nichts desto weniger steht während dieser Zeit der chemische Process in ihr nicht stille; sie nimmt Stoffe auf und gibt solche ab. Selbstverständlich kann eine derartige Constanz der Zusammensetzung aber nur bei völligem Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben d. h. nur unter der Bedingung stattfinden, dass die einzelnen Elementarstoffe in derselben Menge ausgeschieden wie aufgenommen werden. Dabei ist jedoch die Gruppirung der Elemente zu Verbindungen in den aufgenommenen und ausgeschiedenen Stoffen eine verschiedene: die Zelle wirkt also trotz der Constanz ihrer eigenen Zusammensetzung chemisch verändernd auf ihre Umgebung ein. Solche Körper aber, welche, ohne dass sie sich selbst in ihrer Zusammensetzung bleibend verändern, die Eigenschaft besitzen Stoffe, mit

denen sie in Berührung stehen, zu zersetzen, werden von den Chemikern als Fermente oder Gährungserreger bezeichnet, während man die von ihnen eingeleiteten Zersetzungen unter dem allgemeinen Begriff der Gährungen zusammenfasst. Das genauere Studium der Gährungserscheinungen hat ferner gezeigt, dass das Ferment, wenn es auch in der Regel in seiner Zusammensetzung unverändert bleibt, doch häufig an Masse zunimmt, falls nämlich ihm Stoffe dargeboten werden, aus welchen es seine Bestandtheile bilden kann. Derartige Stoffe sind namentlich eiweissartige Körper oder stickstoffhaltige Salze (salpetersaure und Ammoniaksalze). Jene Eigenschaft der Massezunahme beobachten wir aber ebenso an der Pflanzen- und Thierzelle. Auch sie kann während der von ihr eingeleiteten Umsetzungen wachsen oder sich vermehren. Wenn so schon vom Gesichtspunkte der Statistik des Stoffwechsels aus die Zelle einem Ferment und die von ihr eingeleitete Stoffmetamorphose daher einem Gährungsprocess gleich sieht, so wird diese Aehnlichkeit noch durch die Beobachtung vervollständigt, dass die Fermente mindestens in ihrer überwiegenden Zahl organisirt, d. h. aus Zellen zusammengesetzt oder entstanden sind. Die sämmtlichen bekannteren Gährungserscheinungen, wie die Alkohol-, Essig-, Milchsäuregährung u. s. w., haben wir in der That als Phänomene des Zellenstoffwechsels aufzufassen.

Wir können bei jeder Gährung zwei Resultate unterscheiden: 1) die Veränderung der gährenden Körper (Stoffmetamorphose durch Stoffaufnahme und Stoffabgabe der Zellen) und 2) die unter günstigen Bedingungen nie fehlende Massezunahme des Gährungserregers (Stoffmetamorphose durch Assimilation). Berücksichtigt man bloss die erstere, wie diess durchweg in den älteren Untersuchungen über die Gährung geschah, so erscheint die Gährung als eine einfache oder mit Oxydation verbundene Zerlegung der gährenden Masse. So kann man sich z. B. bei der geistigen Gährung den Traubenzucker unmittelbar in Alkohol und Kohlensäure ($C_{12}H_{12}O_{12} = 2\,[C_4H_6O_2 + 2\,CO_2]$), bei der Milchsäuregährung den Milchzucker ohne andere Nebenproducte in Milchsäure zerfallen denken ($C_{12}H_{12}O_{12} = 2C_6H_6O_6$); auf einer ähnlichen Umsetzung würde der durch Einwirkung eines Fermentes eintretende Uebergang der Stärke in Dextrin und Zucker beruhen. Bei der Essiggährung dagegen würde der Alkohol zuerst durch Wasserstoffentziehung in Acetaldehyd und dann durch Oxydation in Essigsäure übergehen ($C_4H_6O_2 - 2H + 2O = C_4H_4O_4$). Da aber die Hefe, das Ferment dieser Gährungen, hierbei in der Regel an Masse zunimmt, da also zugleich Cellulose, Eiweiss, Fett, die Bestandtheile der Hefezellen, theils aus dem Zucker, theils aus den dargebotenen stickstoffhaltigen Materialien sich neubilden, so liegt schon hierin der Beweis, dass durch jene Zersetzungsformeln der wirklich stattfindende chemische Vorgang nicht dargestellt wird. Diess ergibt sich aber ausserdem noch daraus, dass

die Luft, mit welcher die gährende Flüssigkeit in Berührung steht, beträchtlichere Veränderungen erfährt, als die oben aufgestellten Formeln erwarten lassen. Namentlich wird bei allen jenen Gährungen Sauerstoff verschluckt und Kohlensäure abgegeben, was offenbar daher rührt, dass die Hefezellen während der Gährung denselben Gaswechsel unterhalten, welcher, wie wir gesehen haben, der lebenden chlorophyllfreien Zelle überhaupt zukommt. Der Schluss liegt daher nahe, dass der Zucker bei den oben erwähnten Gährungen nicht einfach in Alkohol und Kohlensäure oder Milchsäure zerlegt, der Alkohol zu Essigsäure oxydirt wird, sondern dass diese Körper sämmtlich erst als Producte eines complicirten chemischen Processes auftreten, dass also die Hefezelle Zucker oder verdünnten Alkohol aufnimmt und unter andern Ausscheidungs- und Assimilationsproducten dort Alkohol und Kohlensäure, hier Essigsäure abgibt. Die Producte der Gährungen erscheinen uns mit einem Wort als Producte des im Einzelnen noch unerforschten Stoffwechsels der Fermentzellen.

Alle Fermente besitzen eine starke Verwandtschaft zum Sauerstoff. Sie ziehen daher entweder Sauerstoff aus der Luft an oder reduciren andere sauerstoffhaltige Körper. Im ersten Fall bezeichnet man das Ferment als Oxydationsferment, im zweiten Fall als Reductionsferment. Die reducirende Kraft der Fermente ist eine ziemlich verschiedene. Die Fähigkeit Wasserstoffhyperoxyd in Wasser und Sauerstoff zu trennen besitzen alle. Stärkere Reductionsfermente zerlegen das Wasser in seine Bestandtheile. Das stärkste Reductionsferment ist aber ohne Zweifel das in der Pflanzenzelle erzeugte Chlorophyll, welches nicht nur Wasser sondern auch Kohlensäure zu zerlegen vermag. Die mit Oxydation verbundene Gährung hat man als Verwesung (Oxydationsdialyse) bezeichnet und ihr die in Reduction beziehungsweise einfacher Spaltung ohne Sauerstoffaufnahme bestehende Zersetzung als eigentliche Gährung (Reductionsdialyse) gegenübergestellt. Da übrigens sowohl die Oxydations- wie die Reductionsdialyse auf der Verwandtschaft der Fermente zum Sauerstoff beruhen, so ist es erklärlich, dass man oft, auch bei der eigentlichen Gährung, eine Absorption von freiem Sauerstoff beobachtet. Dasselbe Ferment kann vermöge seiner Verwandtschaft zum Sauerstoff gleichzeitig reduciren und freien Sauerstoff absorbiren. Doch pflegen die organisirten Fermente immerhin in beiden Fällen in verschiedenen Formen aufzutreten. Bei der eigentlichen Gährung bleibt die Hefe in Form von einander isolirter Kügelchen und Zellen in der Tiefe der gährenden Flüssigkeit, als sogenannte Unterhefe, ruhen, bei den Verwesungsprocessen setzt sie sich an der Oberfläche in Gestalt aneinander gereihter oder sogar sprossender Zellen, als Oberhefe oder als Schimmel, an. Die Hefe- und Schimmelformen bestehen übrigens sämmtlich aus Pilzbildungen, und ihre verschiedenen Formen stellen vielleicht nur verschiedene Vegetations-

stadien der nämlichen Pilzgenera (Penicillium, Aspergillus, Mucor u. a.) dar.

Wenn sich die Gährung nicht auf die Zersetzung stickstofffreier Substanzen beschränkt sondern stickstoffhaltige Materien, Eiweisskörper und ihre nächsten Derivate, ergreift, so pflegt man solche Gährungen als Fäulnissprocesse zu bezeichnen. Man kann eine gährende Flüssigkeit in eine faulende verwandeln, wenn man derselben Hefe im Ueberschuss oder mehr eiweissähnliche Stoffe zufügt, als zur Ernährung der Hefezellen erforderlich sind: es ergreift dann der Zersetzungsprocess die Hefe selbst oder die zugesetzten Eiweisskörper. Todte Pflanzen- und Thiergewebe verfallen wegen ihres Reichthums an Eiweisskörpern, wenn genügende Feuchtigkeit vorhanden ist, um die Entwicklung des Fäulnissfermentes zu begünstigen, stets der Fäulniss. Es entwickeln sich hierbei statt der Hefezellen mikroskopische Thierorganismen (Infusorien), welche als das eigentliche Fäulnissferment anzusehen sind. Bei genügendem Luftzutritt und geringerem Feuchtigkeitsgehalt dagegen bilden sich Schimmelpilze auf dem abgestorbenen Gewebe, und dieses verfällt einer Oxydationsdialyse, die man im engeren Sinn als Verwesung bezeichnet. Die Eiweisskörper zerfallen bei der Fäulniss, in ähnlicher Weise wie bei der Stoffmetamorphose im Organismus (§. 35), in einen stickstofffreien Paarling, welcher der Reihe der fetten Säuren angehört, und in einen stickstoffhaltigen Paarling (Leucin, Tyrosin). Der erstere zerfällt bei seiner weiteren Oxydation in Kohlensäure und Wasser, der letztere in Kohlensäure, Wasser und Ammoniak. Ausserdem liefert ein Theil des Wasserstoffs und Kohlenstoffs und der Schwefel der organischen Substanz Wasserstoff-, Kohlenwasserstoff- und Schwefelwasserstoffgas.

Wir haben nun im vorigen §. gesehen, dass, ebenso wie bei den sogenannten Gährungen, auch innerhalb der organischen Zelle Stärke in Zucker und andere Kohlenhydrate übergeführt werden kann, aus Kohlenhydraten und stickstoffhaltigen Materien Eiweisskörper entstehen, und dass die letzteren in stickstofffreie und stickstoffhaltige Bestandtheile (Fett und stickstoffreiche Ausscheidungsproducte) zerfallen. Somit wird auch durch die chemische Untersuchung der Stoffmetamorphose die Auffassung bestätigt, dass die Gährungen Phänomene des Zellenstoffwechsels sind, oder dass umgekehrt der chemische Stoffwechsel der Zelle wesentlich auf Gährungsvorgänge zurückgeführt werden kann.

Für die Erklärung der chemischen Wirksamkeit der Fermente besitzen wir bis jetzt nur wenig Anhaltspunkte. Alle Fermente, auch der Inhalt der rothen Blutzelle und der protoplasmatische Inhalt der Pflanzenzelle, haben die Eigenschaft, den Sauerstoff zu ozonisiren. Ohne Zweifel beruht hierauf ebensowohl die reducirende Kraft der Fermente wie ihre Fähigkeit freien Sauerstoff aufzunehmen. In dem starken Verbindungsbestreben des Ozons kann ferner ein wesentlicher Anstoss zu

der durch die Fermente eingeleiteten chemischen Zersetzung gesehen werden. Im Uebrigen kann die Uebereinstimmung des Zellenstoffwechsels mit den Gährungsvorgängen bis jetzt weder jenen noch diese genügend aufklären, da uns beide in ihrer chemischen Natur noch ziemlich gleich dunkel sind. Die Bedeutung jener Uebereinstimmung besteht vorerst hauptsächlich darin, dass künftighin jede Entdeckung auf einem der beiden Gebiete unmittelbar auch das andere erleuchten wird.

Zur Erklärung der Gährungserscheinungen hat man sich der folgenden drei Hypothesen bedient: 1) Der Contacttheorie. Das Ferment sollte durch eine unerklärte „katalytische Kraft" vermöge seiner blossen Berührung mit gährungsfähigen Materien die Zersetzung der letzteren einleiten (Berzelius). 2) Der mechanischen Theorie. Nach ihr sind die Fermente sämmtlich in innerer Zersetzung begriffene Körper. Die bei dieser Zersetzung stattfindende Molecularbewegung übertrage sich auf umgebende, selbst zur Zersetzung geneigte Massen (Liebig). 3) Der vitalistischen Theorie. Nach dieser, die wir oben nach dem heutigen Stand der Wissenschaft darzustellen versuchten, sind alle Gährungen durch Organismen oder organisirte Elemente bedingt. Die vitalistische Hypothese ist älter als die mechanische und die Contacttheorie. In früheren Zeiten hing sie mit der vagen Annahme einer generatio aequivoca (§ 61) zusammen und war so wenig wie diese auf zuverlässige Beobachtungen gegründet. Die vitalistische Theorie der Gährungen gerieth daher längere Zeit in nicht unverdienten Misscredit, bis sie endlich in Folge der schönen Versuche Pasteur's in neuer Gestalt wieder auflebte. Einen beachtenswerthen Versuch einer chemischen Theorie der Gährungen hat zuerst Bunsen und dann neuerdings M. Traube gemacht. Der Letztere hat Reductions- und Oxydationsdialysen unterschieden. Bei den ersteren entzieht das Ferment einem Körper Sauerstoff und gibt ihn entweder an einen andern Körper oder an die Luft ab; bei den letzteren entnimmt das Ferment Sauerstoff der Luft und überträgt ihn auf einen oxydirbaren Körper. Die Wirksamkeit der Fermente würde also wesentlich darin bestehen, Sauerstoff zu übertragen. Als das einfachste Beispiel eines Fermentes bietet sich uns in dieser Beziehung das fein vertheilte Platin dar. Mit Platinschwamm kann man eine unbegrenzte Menge von Wasserstoffhyperoxyd zersetzen, indem der von dem Platin angezogene Sauerstoff alsbald wieder an die Luft abgegeben wird (Reductionsdialyse). Man kann aber ebenso mit dem Platinschwamm eine unbegrenzte Menge von Wasserstoff und Sauerstoff zu Wasser verbinden, indem das Platin stets den absorbirten Sauerstoff alsbald wieder an den Wasserstoff abgibt (Oxydationsdialyse). Diese Uebertragungen sind uns noch verständlicher geworden, seit uns die Arbeiten von Schönbein, Meissner, Clausius u. A. neue Aufschlüsse über die Natur des Sauerstoffs gegeben haben. Hiernach ist der neutrale Sauerstoff aus Ozon und Antozon zusammengesetzt. Das Platin trennt beide von einander, und das elektronegative Ozon verbindet sich dann mit dem elektropositiven Wasserstoff. Im Wasserstoffsuperoxyd ist das zweite Sauerstoffatom als Antozon enthalten. Indem nun das Platin vermöge seiner elektropositiven Eigenschaft dieses Antozon in Ozon umwandelt, wird das letztere aus der Verbindung ausgeschieden. Die ozonisirende Wirkung der rothen Blutkörperchen sowie der meisten Pflanzensäfte spricht dafür, dass die Zersetzungen innerhalb der Zelle und durch organisirte Fermente mit ähnlichen Zerlegungen des Sauerstoffs verknüpft sind. Doch bilden die Uebertragungen des Sauerstoffs jedenfalls nur ein

einzelnes Glied in der Kette der Gährungserscheinungen. Was die chemische Theorie überhaupt betrifft, so ist übrigens klar, dass sie und die vitalistische Theorie keineswegs sich ausschliessen. Denn da wir den chemischen Stoffwechsel in der lebenden Zelle nicht durch eine unerklärliche vis vitalis erklären sondern auf chemische Verwandtschaftskräfte zurückführen, die denen in der leblosen Natur gleichen, so können wir uns durch Annahme der vitalistischen Hypothese nicht der Verpflichtung enthoben sehen, den chemischen Process der Gährung zu erforschen. Auch werden wir erst, wenn dieses geschehen ist, eine wahre Theorie der Gährung, die zugleich eine Theorie des Zellenstoffwechsels ist, besitzen. Je ferner wir von einem Vitalismus im früheren Sinne sind, um so mehr werden wir ausserdem zugeben müssen, dass auch ausserhalb der organisirten Elemente und unabhängig von solchen chemische Processe vorkommen mögen, die den Gährungen entsprechen. In der That haben wir oben in dem Platinschwamm einen Körper kennen gelernt, der eine Art einfachster Gährung einzuleiten vermag und daher als ein unorganisches Ferment betrachtet werden kann. In der Lehre von der Verdauung wird uns ferner eine Reihe von Secreten beschäftigen, welche zwar organische, aber nicht organisirte Fermente enthalten*).

2. Aeusserungen lebendiger Kräfte.

Alle Kräfte, welche Bewegungen hervorbringen, bezeichnen wir als lebendige Kräfte. Aeusserungen lebendiger Kräfte sind daher alle Bewegungserscheinungen. Im engeren Sinne pflegt man jedoch nur die unmittelbar oder mittelst optischer Hülfsmittel wahrnehmbaren Ortsveränderungen der Körper als Bewegungen zu bezeichnen, während man die fortschreitenden oder schwingenden Bewegungen der kleinsten, nicht mehr sinnlich wahrnehmbaren Massentheilchen, der Körper- oder Aetheratome, je nach den Erscheinungen, welche sie hervorrufen, Wärme, Licht oder Elektricität nennt. So zerfallen denn auch die am Elementarorganismus sich äussernden Kräfte 1) in mechanische Kräfte, welche Ortsveränderungen der Zelle oder ihrer Hauptbestandtheile (Bewegungserscheinungen) zur Folge haben und 2) in Molecularkräfte, welche sich je nach Umständen in Wärme-, Licht- oder Elektricitätsentwicklung äussern.

A. Bewegungserscheinungen an Elementarorganismen.

Die pflanzliche und thierische Zelle zeigt in vielen Fällen Bewegungserscheinungen, die oft in Folge nachweisbarer äusserer Ursachen, wie Berührung, Erwärmung, chemischer Einwirkungen u. s. w., oft aber

*) Pasteur a. a. O. Traube, Theorie der Fermentwirkungen, Berlin 1858. Meissner, Untersuchungen über den Sauerstoff, Hannover 1863. Clausius, Pogg. Ann. Bd. 103 u. 121. Ueber die Morphologie der organisirten Fermente vergl. Hallier, Gährungserscheinungen, Leipzig 1867.

auch ohne solche, anscheinend spontan eintreten. Manche dieser Bewegungen sind durch allmälige physikalische Veränderungen der Zellentheile, namentlich der Zellmembranen, verursacht; hieher gehören namentlich die geocentrische Bewegung in Folge der Schwerkraft und der sogenannte Heliotropismus vieler Pflanzen in Folge der Lichtbestrahlung. Andere Bewegungen beruhen auf einer rascher erfolgenden und wahrscheinlich durch Wechsel der Imbibition bedingten Veränderung der Spannungen pflanzlicher Zellhäute. Hierher müssen die regelmässigen Bewegungen gewisser Algen (Diatomeen, Desmidiaceen, Oscillatorien), sowie die sogenannten Reizbewegungen vieler Pflanzentheile, z. B. der Blattstengel der Mimosen, gerechnet werden *).

Von grösserer Wichtigkeit als diese Bewegungserscheinungen, die überdiess in den meisten Fällen nur an grösseren Zellencomplexen beobachtet werden, sind jene Bewegungen im Pflanzen- und Thierreich, welche an besondere contractile Substanzen gebunden sind. Die contractilen Substanzen stimmen sämmtlich darin überein, dass sie hauptsächlich aus eiweissähnlichen Körpern bestehen; hinsichtlich ihrer Organisation zeigen aber diese Substanzen beträchtliche Unterschiede. Entweder kommen sie als selbständige Massen ohne bestimmte Form (freies Protoplasma), oder ebenfalls formlos, aber in geformten Elementen vor (in Zellen eingeschlossenes Protoplasma), oder sie bilden einen geformten Zelleninhalt (Muskelsubstanz), oder endlich sie bilden feine, äusserst bewegliche Fortsätze eines protoplasmatischen Zelleninhaltes (Flimmerhaare, Schwärmfortsätze von Sporen und Samenelementen).

§. 37. Protoplasmabewegungen.

1) In Zellen eingeschlossenes Protoplasma. In allen jugendlichen lebenden Pflanzenzellen ist der protoplasmatische Inhalt fast fortwährend in Bewegungen begriffen. Diese Bewegungen werden theils dadurch sichtbar, dass das Protoplasma, welches in der Regel nur einen Theil des Zelleninhaltes bildet, manchfach seine Gestalt verändert, theils dadurch, dass die Protoplasmabewegungen auf die feinen, stark lichtbrechenden Körnchen, welche das Protoplasma enthält, sich übertragen. In den meisten Pflanzenzellen ist die Bewegung eine bald vorüber-

*) Die Reizbewegungen der Mimose sind zuerst von Brücke auf eine Elasticitätsveränderung der Gelenkwülste in Folge eines durch die Berührung erfolgenden Austritts des Zellsaftes aus den Zellen in die Intercellularräume erklärt worden. Hofmeister hat dann neuerdings die Gesammtheit der auf Veränderungen der Gewebespannung beruhenden Bewegungserscheinungen auf Imbibitionswechsel zurückgeführt. Brücke, Müller's Archiv 1848, Sitzungsber. der Wiener Akad. 1864. Hofmeister, physiolog. Botanik Bd. 1 Abth. 1.

gehende Erscheinung, da das Protoplasma selbst gewöhnlich bald verschwindet. Nur zuweilen erhält sich mit dem Protoplasma die Bewegung auch in der erwachsenen Zelle, z. B. in den Brennhaaren der Nesseln, in den Haaren der Kürbisarten, in manchen Blattzellen u. s. w.



Fig. 10.

Die Bewegung des Protoplasmas wird deutlicher, wenn dasselbe schon an Masse abgenommen hat und nicht mehr den ganzen Inhalt der Zelle erfüllt. Es bleibt dann meistens noch in dickerer Schichte an der Innenfläche der Cellulosewand angehäuft, und es setzen sich nur einzelne Fäden, die theils sich verästeln, theils mit einander anastomosiren, in die Zellenhöhle hinein fort. (Fig. 10. Zelle aus einem Staubfadenhaar von Tradescentia virginica: durch die Pfeile wird die Richtung der Protoplasmabewegung angedeutet.) Die Bewegung selbst ist eine doppelte: erstens eine Bewegung der hyalinen Grundsubstanz des Protoplasmas und zweitens eine Bewegung der feinen theils aus Fett theils wahrscheinlich aus Amylum bestehenden Körnchen, welche in der Grundsubstanz eingebettet liegen. Dass die Grundsubstanz sich bewegt, und dass nicht bloss die Körnchen in Bewegung begriffen sind, beweisen die Formveränderungen, die jene erfährt. Man beobachtet zuweilen, dass einzelne Fäden des Protoplasmas sich verdicken oder dünner werden, oder dass gar aus einem Faden ein neuer hervortritt, der sich zuweilen noch weiter verästelt. Die Körnchenbewegungen gehen scheinbar ziemlich unabhängig von diesen Bewegungen der Grundsubstanz vor sich. Die Körnchen bewegen sich zuweilen mit ungleicher Geschwindigkeit, zuweilen in entgegengesetzter Richtung. Dennoch ist es wahrscheinlich, dass die Körnchen ihre Bewegung von der Grundsubstanz mitgetheilt erhalten: ihre grössere Geschwindigkeit erklärt sich daraus, dass sie vorwiegend in den flüssigeren Theilen der Grundsubstanz eingebettet liegen, während die festeren Theile derselben mehr homogen sind; die Unregelmässigkeit in der Richtung ihrer Bewegung spiegelt wahrscheinlich nur die Unregelmässigkeit der Bewegung des ganzen Protoplasmas, die aber an der Grundsubstanz nicht so deutlich verfolgt werden kann.

Der protoplasmatische Inhalt thierischer Zellen zeigt häufig, im jugendlichen Zustand vielleicht immer, ähnliche Bewegungen. Da aber diese Zellen sehr weiche Membranen besitzen, wenn überhaupt solche vorhanden sind, so äussern sich hier die Protoplasmabewegungen in der Regel in Gestaltänderungen der ganzen Zelle. Selbst das eingeschlossene thierische Protoplasma, das, verschieden von dem pflanzlichen, den ganzen Zelleninhalt zu erfüllen pflegt, bringt daher Bewegungen hervor, welche denjenigen des freien Protoplasmas ähnlich sind.

2) Freies Protoplasma. Pflanzliches Protoplasma kommt nur da hüllenlos vor, wo es, als ausgetretener Zelleninhalt, Zellenmembranen durchbrochen hat. Aus solchem ausgetretenen Protoplasma bestehen die sogenannten Plasmodien der Myxomyceten. Dieselben sind meist baumförmig verzweigte Fortsätze, an denen man gleichzeitig eine ziemlich rasche Körnchenbewegung und langsamere Gestaltveränderungen der ganzen Protoplasmamasse beobachtet. (Fig. 11. Plasmodium von Aethalium septicum.)

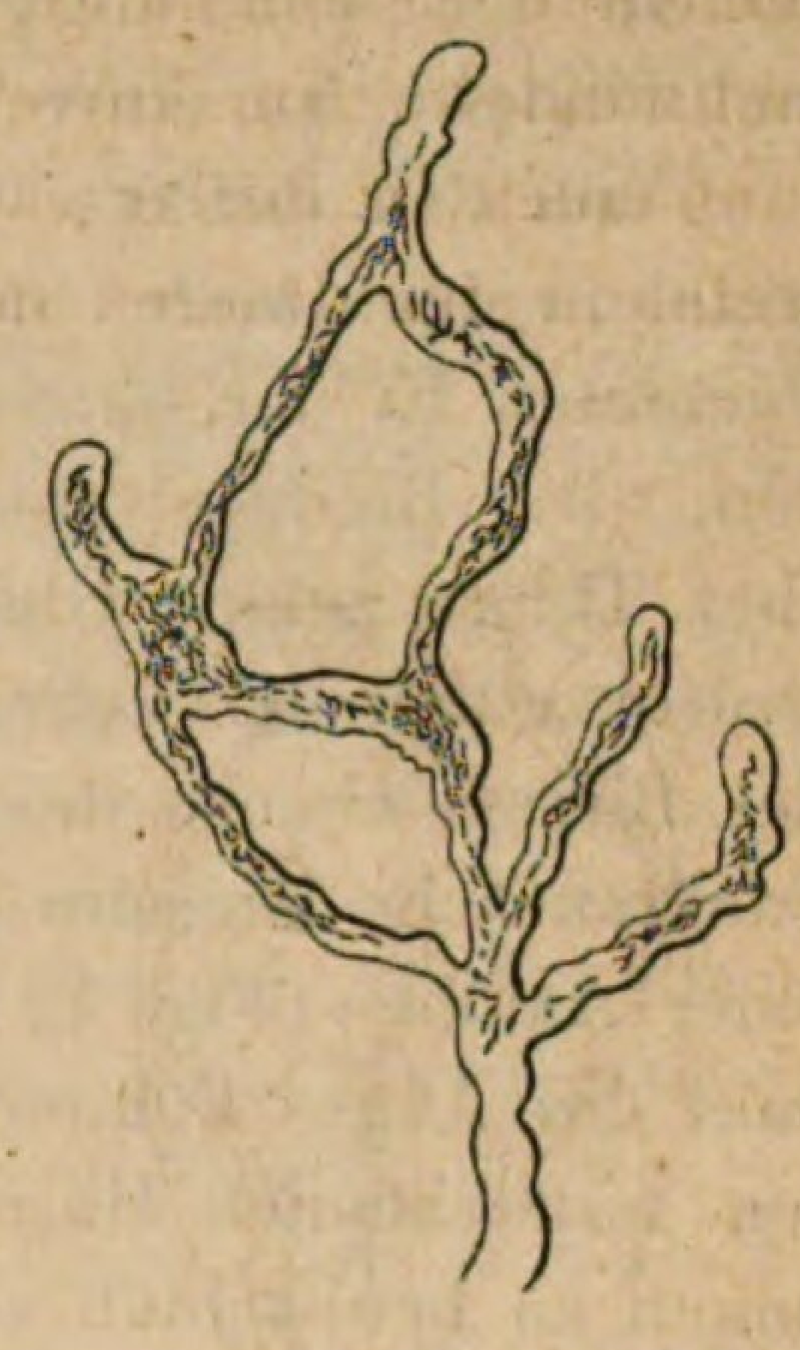


Fig. 11.

Die grösste Verwandtschaft mit diesen Bewegungen zeigen jene Contractionen, welche wir am thierischen Protoplasma wahrnehmen. Sie werden namentlich bei jenen Thieren gefunden, deren Bildungszellen sich nicht zu scharf geschiedenen Geweben weiter entwickelt haben, sondern als hüllenloses Protoplasma mit einander verschmolzen sind, also bei den Polypen, Quallen, Rhizopoden, Infusorien. Die Protoplasmacontractionen vermitteln hier die Ortsbewegung und vielleicht gleichzeitig den mechanischen Stoffwechsel. Unter den genannten Thieren sind es besonders die Rhizopoden, deren weiche Leibesmasse dem hüllenlosen Protoplasma der Myxomyceten in hohem Grad ähnlich ist. Da der ganze Leib der Rhizopoden aus beweglichem Protoplasma besteht, so besitzen dieselben kaum eine feste Leibesform. Fortwährend strecken sie Fortsätze nach aussen und ziehen die ausgestreckten Fortsätze wieder in die Leibesmasse zurück. (Fig. 12, a und b zeigt z. B. die Gestaltveränderungen einer Amöbe). Manchmal können einzelne dieser Fortsätze, die man als Scheinfüsse (Pseudopodien) bezeichnet, mit einander verschmelzen; doch verschmelzen immer nur solche Scheinfüsse, die dem nämlichen Thier angehören.



Fig. 12.

Man kann an dem Protoplasma der Rhizopoden ähnlich wie an demjenigen der Pflanzenzelle eine homogene Grundsubstanz und zahlreiche wahrscheinlich fetthaltige Körnchen unterscheiden, und auch hier beobachtet man neben der Bewegung der Grundsubstanz eine scheinbar selbständige Bewegung der Körnchen innerhalb derselben. Wie in der Pflanzenzelle ist das Protoplasma da wo es eine dichtere Beschaffenheit annimmt fast ganz frei von Körnchen: in den meisten Fällen bedeckt eine festere hyaline Grenzschichte das körnerreiche Innere, manchmal aber ist das letztere auch aussen auf den festeren hyalinen Kern aufgelagert. Während bei den Rhizopoden überhaupt beide Substanzen noch wenig sich in ihrer Consistenz unterscheiden, wird die hyaline Grenz-

schicht bei den übrigen Amorphozoen, namentlich bei den Infusorien und Pólypen, zu einer hautartigen Körperbedeckung.

Von den Zellen, welche den Leib der höheren Thiere zusammensetzen, zeigen viele eine ähnliche Contractilität. So sind an dem unbefruchteten Ei der Säugethiere selbständige Bewegungen beobachtet worden. Die Bindegewebszellen, namentlich die Pigment führenden mancher Thiere zeigen Gestaltveränderungen, eben solche hat man an den Drüsenzellen der Leber gesehen. Die farblosen Zellen (Lymphzellen) des Blutes, ebenso die ihnen gleichenden Eiter- und Schleimkörperchen, erfahren sehr langsam geschehende Formänderungen, die mit denjenigen einer Amöbe (Fig. 12) die grösste Aehnlichkeit haben. In der Hornhaut des Auges kommen zwei Arten contractiler Zellen vor, die grösseren feststehenden Hornhautzellen, an welchen nur geringe Formänderungen zu beobachten sind, und die kleineren Wanderzellen der Hornhaut, welche neben Formänderungen Ortsbewegungen ausführen *).

In ihrem Verhalten gegenüber den verschiedensten physikalischen und chemischen Agentien zeigen das pflanzliche und thierische Protoplasma die grösste Verwandtschaft. Mechanische Einwirkungen, Schwankungen der Temperatur, die Lichtbestrahlung und die Einwirkung der Elektricität, sind auf die Protoplasmabewegungen von Einfluss. Vor Allem sind die Bewegungen des Protoplasmas nur zwischen gewissen Grenzen der Temperatur möglich. Das Temperaturmaximum, bei welchem noch Contractilität existirt, liegt, je nach Species oder Individualität der Pflanze oder des Thieres, zwischen 35 und 45° C., das Temperaturminimum zwischen 10 und 15° C., geht aber bei manchen Pflanzen noch tiefer herab. Eine über eine mittlere Temperatur von etwa 20° C. erhöhte Wärme bewirkt zunächst eine bedeutende Beschleunigung der Körnchenbewegung, so dass die Bewegung sich auf mehr als das Doppelte ihrer Geschwindigkeit steigern kann. Bei noch weiterer Erhöhung der Temperatur nimmt dann die Bewegung wieder ab und hört endlich bei 43 bis 48° C. gänzlich auf, indem das ganze Protoplasma unter Gerinnungserscheinungen in Ruhe kommt. Schon bevor dieser Stillstand der Körnchenbewegung erfolgt, bei 35 bis 38° C., ziehen die Rhizopoden ihre Scheinfüsse zurück und kugeln sich zusammen (Wärmestarre). Wird die Temperatur noch mehr gesteigert, so bleibt dann das Protoplasma für immer bewegungslos, indem das Eiweiss desselben gerinnt. Anders verhält sich die Temperaturerniedrigung.

*) Ueber die Contractilität der farblosen Blutzellen vergl. Lieberkühn, Müller's Archiv, 1854, über contractile Leberzellen Leukart, die Blasenbandwürmer, Giessen 1856, S. 121, über contractile Säugethiereier Pflüger, die Eierstöcke der Säugethiere, Leipzig 1863, S. 51, über contractile Pigmentzellen Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 4, über contractile Hornhautzellen v. Reklinghausen, Virchow's Archiv Bd. 28.

Hier nimmt sogleich die Geschwindigkeit der Körnchenbewegung successiv ab, es erfolgt dann auch hier Stillstand der Bewegung und Zusammenballung des Protoplasmus (Kältestarre), und bei noch tiefer sinkender Temperatur völliges Absterben.

Bei gewöhnlicher Temperatur ist die Bewegung des Protoplasmas eine sehr langsame. Sie beträgt bei den Pflanzen nach H. Mohl zuweilen, wenn sie schnell ist, $^1/_{500}$ — $^1/_{750}$''' in der Secunde, oft sinkt sie aber auch bis auf $^1/_{2000}$''' und darunter, so dass sie gar nicht mehr unmittelbar wahrgenommen werden kann. Im thierischen Protoplasma hat die Bewegung meistens eine grössere Geschwindigkeit, dagegen kann sie durch Erhöhung der Temperatur weniger gesteigert werden, so dass die überhaupt erreichbare Grenzgeschwindigkeit bei Thieren und Pflanzen nahezu die nämliche, ungefähr $^1/_{250}$''' in einer Secunde, ist. Der Körper der Rhizopoden stirbt bei minder hoher Temperatur ab, als das Protoplasma der Pflanzenzellen, ersterer schon bei 43° C., letzteres erst bei ungefähr 45° C.

Schwache elektrische Ströme pflegen ohne allen Einfluss auf die Bewegung des Protoplasmas zu sein, sehr starke Ströme vernichten die Bewegung unter ähnlichen Erscheinungen, wie sie bei der Einwirkung hoher Temperaturgrade eintreten. Die Körnchenbewegung wird zunächst verlangsamt und dann gänzlich sistirt. Die Protoplasmafäden der Pflanzenzelle werden unter dem Einfluss starker Ströme varicös, die Scheinfüsse der Rhizopoden ziehen sich zurück. Nach der Einwirkung mässiger Stromstösse beginnen die Bewegungen in kurzer Zeit wieder; sehr starke Ströme dagegen vernichten die Contractilität für immer.

Die Einwirkung des elektrischen Stromes auf das Protoplasma ist vielfach mit seiner Wirkung auf die Muskelsubstanz verglichen worden. Zuerst hat Cohn die in Folge von Inductionsströmen eintretenden Contractionen des Protoplasmas in den Filamenten der Centaurea beschrieben, welche in ihrer Erscheinungsweise vollständig den Muskelzuckungen entsprechen sollen. Diese Versuche wurden von Kühne auf verschiedene pflanzliche und thierische Protoplasmasubstanzen ausgedehnt, und auch dieser Beobachter glaubte die in Folge stärkerer Ströme eintretende kugelige Zusammenballung als eine der Muskelcontraction analoge Erscheinung auffassen zu dürfen. Doch ist die Triftigkeit dieser Analogie zweifelhaft. Es bleibt gegen dieselbe namentlich der bedenkliche Einwand, dass die Zusammenballung des Protoplasmas erst bei ziemlich starken Strömen eintritt, welche schon eine einigermassen zerstörende Wirkung zu äussern geeignet sind. Darnach dürfte jene Erscheinung eher als ein Vorbote des wirklichen Absterbens, analog der Wärme- und Kältestarre, aufzufassen sein. Constante Ströme sind selbst bei ziemlicher Stärke ohne Einfluss auf die Bewegungen.*).

Die meisten chemischen Agentien wirken störend und selbst zerstörend auf die Protoplasmabewegungen ein. In destillirtem Wasser zerfliessen nach längerer Einwirkung die Protoplasmafäden. In verdünnten Säuren und Alkalien erstarrt das Protoplasma, indem seine Bewegung plötzlich gehemmt wird; in concentrirteren Säuren wird die Substanz

*) Cohn, Jahresber. der schles. Gesellsch. 1861. Kühne, das Protoplasma, Leipzig 1864.

theilweise gelöst, theilweise schrumpft sie, in concentrirten Alkalien löst sie sich auf.

Auf die Analogie der Protoplasmabewegungen der Pflanzenzelle mit den Bewegungen des Sarkodeleibs der Rhizopoden und anderer Thierorganismen hat zuerst Unger hingewiesen. Dass beide nicht blos in ihrer äussern Erscheinung sondern auch in ihrem Verhalten gegen physikalische und chemische Agentien übereinstimmen, hat hauptsächlich M. Schultze gezeigt. Nicht so einig wie über die Uebereinstimmung der verschiedenen Arten von Protoplasma sind die einzelnen Beobachter über die Beschaffenheit der Bewegungen selbst, insbesondere über das Verhältniss der Körnchenbewegung zur Bewegung der Grundsubstanz, und ist hierüber namentlich zwischen Brücke, Schultze und Heidenhain discutirt worden. Darin stimmen jetzt alle Beobachter überein, dass die Körnchenbewegung als eine schnellere und unregelmässigere von der langsam kriechenden Bewegung der Grundsubstanz zu unterscheiden sei. Nichts desto weniger liegt hierin noch kein Grund den Körnchen etwa eine eigene Beweglichkeit zuzuschreiben oder mit Brücke anzunehmen, die Körnchen seien in einer selbst nicht contractionsfähigen Flüssigkeit suspendirt, welche erst von dem äusseren contractilen Protoplasmaschlauch umhüllt werde. Abgesehen davon, dass bei thierischem Protoplasma zuweilen gerade die Rindenschichte von Körnchen erfüllt ist, deutet die rasche Bewegung der Körnchen zunächst nur auf eine ziemlich inconsistente Beschaffenheit der Grundsubstanz hin. Wenn eine flüssige Masse contractil ist, so wird die Geschwindigkeit ihrer eigenen Bewegung zunächst von den inneren Ursachen der Contraction herrühren, die Geschwindigkeit in der Flüssigkeit suspendirter passiv bewegter Körperchen wird aber nicht nur von der Geschwindigkeit der Contractionswelle sondern auch von der Consistenz der Flüssigkeit abhängen.

Die Ursachen der Protoplasmabewegungen sind uns noch unbekannt. Kühne hat versucht, Protoplasmabewegung und Muskelcontraction als wesentlich übereinstimmende Phänomene darzustellen. Wir haben aber schon bemerkt, dass uns die behauptete Aehnlichkeit ihres Verhaltens gegen den elektrischen Strom in den Beobachtungen nicht genügend begründet scheint. Auch ein zweiter Grund, den Kühne zu Gunsten dieser Analogie anführte, der Zusammenhang des protoplasmatischen Inhalts der contractilen Hornhautkörper mit Nervenfasern, hat durch die Untersuchungen Engelmanns, der jenen Zusammenhang leugnet, an Gewicht verloren. Damit dass Protoplasma und Muskel contractile Substanzen sind, ist natürlich die Annahme noch nicht gerechtfertigt, dass die Bewegungen beider auch auf übereinstimmenden Ursachen beruhen. Eine andere Hypothese hat Hofmeister entwickelt. Er betrachtet die Protoplasmabewegungen als verursacht durch Veränderungen in der Wasserimbibition der einzelnen Protoplasmatheile. Unzweifelhaft können auf diese Weise Bewegungserscheinungen entstehen. Aber triftige Beweise sind auch für diese Hypothese nicht beigebracht, und es lässt sich nicht verkennen, dass bei ihr vielleicht allzu sehr die Analogie mit den auf wechselnder Spannung beruhenden Bewegungen von Pflanzentheilen, Reizbewegungen u. s. w., massgebend gewesen ist*).

*) Brücke, Sitzungsber. der Wiener Akademie, 1862. Heidenhain, Studien des physiol. Instituts zu Breslau, Heft 1. Schultze, das Protoplasma, Leipzig 1863. Kühne, a. a. O. Engelmann, die Hornhaut, Leipzig 1867. Hofmeister physiologische Botanik, Bd. 1.

§. 38. Flimmerbewegungen.

Zuweilen besitzt die pflanzliche oder thierische Zelle, meist auf ihrer äussern Oberfläche, feine haarförmige Fortsätze aus Protoplasmasubstanz, die während des Lebens entweder fortwährend oder zeitweise in schwingenden Bewegungen begriffen sind. Man bezeichnet jene Fortsätze als Flimmer- oder Wimperhaare und die Bewegung derselben als Flimmer- oder Wimperbewegung.

Im Thierreich ist das Phänomen der Flimmerbewegung ein sehr verbreitetes, im Pflanzenreich dagegen kennen wir es nur an den Schwärmsporen vieler Algen und Pilze und den Spermatozoiden der höheren Kryptogamen. Bei den höheren Thieren finden sich die Cilien stets als Auswüchse besonderer Epithelzellen, der Flimmerepithelzellen. Es sind dies Zellen von mehr oder weniger cylindrischer Form, die auf ihrer breiten, nicht festsitzenden Seite keinen hornigen Ueberzug besitzen, sondern blos durch eine verdichtete Protoplasmaschichte, welche sich in die Cilien fortsetzt, geschlossen sind (Fig. 13). Die Flimmerepithelien kommen bei allen Wirbelthieren und den meisten Wirbellosen vor. Bei den Wirbelthieren sind mit denselben namentlich die Schleimhäute der Respirationswege, zuweilen auch des Darms, ferner die Schleimhäute der innern weiblichen Genitalien, die Oberflächen der im centralen Nervensystem befindlichen Höhlungen versehen. Unter den Wirbellosen sind Flimmerzellen sehr verbreitet bei den Mollusken und Würmern. Der Darm, die Lebergänge, die Höhlungen aller innern Organe sind bei den meisten dieser Thiere mit Flimmerepithel bedeckt, bei vielen Mollusken auch die äussere Haut; gänzlich fehlt dagegen das Flimmerepithel in der Klasse der Arthropoden. Bei den Quallen, Polypen und Infusorien sind die Cilien nicht mit besonderen Epithelzellen verbunden, sondern sie stehen unmittelbar auf der verdichteten Grenzschichte der Leibessubstanz. Bei vielen dieser Thiere flimmert die ganze äussere Haut, bei andern flimmern nur einzelne Stellen, so bei den Polypen namentlich die Arme und Fühlfäden; sehr allgemein flimmert der Darm oder wenigstens der Eingang in denselben, bei den Polypen und Quallen häufig auch das Gefässsystem, welches die Ernährungsflüssigkeit führt. In der Klasse der Infusorien dient die Flimmerbewegung allgemein als Hülfsmittel der Ortsbewegung. Diese Thiere besitzen zu diesem Zweck nicht selten einzelne Stacheln und Ruderfüsse, die weit grösser als die gewöhnlichen Cilien sind und seltener in Bewegung gesetzt werden, sonst sich aber, wie es scheint, nicht von denselben unterscheiden. Wo die Flimmerbewegung als Hülfsmittel der Ortsbewegung auftritt, steht dieselbe sichtlich unter dem Einfluss des Willens, sie kann durch diesen gehemmt und wieder angefacht werden,



Fig. 13.

7 *

während sie sonst dem Willen gänzlich entzogen und während des Lebens immer in Thätigkeit ist. Aehnlich wie diese unmittelbar der Leibesmasse aufsitzende Cilienbekleidung der niedersten Thiere verhalten sich die Cilien der Schwärmsporen der Algen, durch welche dieselben ihre Schwärmbewegungen ausführen. Mit einer ähnlichen Cilienbekleidung sind ferner die Eier und Embryonen vieler, auch höherer Thiere versehen, so dass jene Amorphozoen, welche während ihres ganzen Lebens flimmern, auch in dieser Beziehung die Fortdauer eines embryonischen Zustandes darstellen.

Die thierischen Flimmerbewegungen bestehen meistens in einem pendelartigen Hin- und Herschwingen der Cilien. Dabei geht jedoch diese Schwingung in der Regel nach der einen Richtung mit grösserer Intensität vor sich, daher man auch beobachtet, dass Flüssigkeiten und kleine Körperchen durch die Flimmern nach einer bestimmten Richtung weitergefördert werden. Seltener findet man eine Bewegung der Cilien, bei welcher diese die Oberfläche eines Kegels beschreiben, und bei welcher dann die umgebenden Flüssigkeiten in eine Wirbelbewegung gerathen. Die pflanzlichen Schwärmsporen und Spermatozoiden führen schraubenförmige Bewegungen aus und bewirken dadurch fortwährende Drehungen der Spore um ihre Längsaxe.

Eine besondere Form der Flimmerbewegungen bilden die Bewegungen der thierischen Samenelemente. Hier ist es der einer Cilie entsprechende haarförmige Fortsatz, der sogenannte Körper der Samenfäden, welcher pendelnde oder peitschende Hin- und Herbewegungen ausführt. (Fig. 14 Samenelemente vom Menschen.)



Fig. 14.

Die Geschwindigkeit der Flimmerbewegungen ist meistens so gross, dass sie nicht gemessen werden kann; bei langsamerer Bewegung hat man 0,2 — 0,8 Secunden für eine Hin- und Herbewegung einer Wimper gefunden. Dagegen ist die Geschwindigkeit der Ortsbewegung der Schwärmsporen und der wimpernden Infusorien, ob zwar sie bei starken Vergrösserungen sehr beträchtlich erscheint, doch in Wirklichkeit eine ziemlich mässige. Nägeli hat z. B. die Geschwindigkeit von Schwärmsporen zu 0,08 Millim. in 1 Sec. bestimmt.

Die Flimmerbewegung verschwindet allmählig nach dem Tode. Eine isolirte Flimmerepithelzelle setzt zwar ihre Bewegung fort, immer aber erlischt dieselbe nach einiger Zeit. Die thierischen Samenbewegungen überdauern bei warmblütigen Thieren den Tod nur wenige Stunden, bei kaltblütigen wenige Tage. Manche chemische Einwirkungen können das Erlöschen der Flimmerbewegung befördern. So wirkt schon das reine Wasser hemmend auf die Bewegungen ein. In höherem Grade

geschieht dies, wenn das Wasser Metallsalze oder Säuren aufgelöst enthält. Diese sistiren bereits in beträchtlicher Verdünnung die Bewegung. Ebenso wirken concentrirte Alkalien. Dagegen lassen umgekehrt sehr verdünnte Alkalien die Bewegungen schneller werden oder fachen die gänzlich erloschenen wiederum an. In Wasserstoffgas, Kohlensäure oder auch bei blossem Sauerstoffmangel hören nach Kühne die Bewegungen auf, während Zuleiten von Sauerstoffgas sie wiederherstellt. Vollkommen indifferent verhalten sich die Lösungen der meisten narkotischen Stoffe, wie Blausäure, Opium u. s. w. Nach einigen Beobachtern sollen mechanische Reizungen die Cilienbewegung lebhafter machen. Starke elektrische Ströme bringen die Flimmerbewegung zum Stillstand. Constante und Inductionsströme von mässiger Stärke sollen sich nach früheren Beobachtern indifferent verhalten, nach den neueren Versuchen Kistiakowsky's dagegen die Bewegung merklich beschleunigen. Hinsichtlich des Einflusses der Wärme ist festgestellt, dass sowohl niedrige als hohe Temperaturen die Bewegung vernichten. Für die meisten Cilienbewegungen ist ungefähr + 50° C. die obere Temperaturgrenze. Die untere ist etwas variabler. Sie schwankt zwischen — 2,5° C. (Cilien kaltblütiger Thiere) und + 12,5° C. (Samenelemente der Warmblüter). Bereits bei der Annäherung an diese Grenzen, namentlich an die untere, wird die Bewegung langsamer, die Temperatur, bei welcher das Flimmern am stärksten ist, liegt also zwischen beiden in der Mitte, aber der oberen Grenze näher und über der gewöhnlichen Lufttemperatur: man kann desshalb durch Erwärmung die Geschwindigkeit der Cilienbewegungen steigern (Caliburcès).

Das Phänomen der Flimmerbewegung ist vorzüglich von Purkinje und Valentin studirt worden: beide haben den Einfluss der Temperatur, der verschiedenen chemischen Agentien auf die Flimmerbewegung geprüft; ebenso rührt von diesen Beobachtern die Angabe her, dass mechanische Einwirkungen als ein Reiz auf die Bewegung wirken. Dagegen hat erst neuerdings Virchow in den sehr verdünnten Alkalien das kräftigste Reizmittel derselben aufgefunden. Auch durch dieses Verhalten äusseren Reizen gegenüber reiht sich die Flimmerbewegung unmittelbar den Protoplasmabewegungen an*).

§. 39. Muskelbewegungen.

Von den bisher aufgeführten Arten der Bewegung unterscheiden sich die Muskelbewegungen durch die Leichtigkeit, mit der sie erregt werden, sowie durch die grosse Zahl der Erregungsmittel, welche es

*) Valentin, Art. Flimmerbewegung, Wagners Handwörterbuch der Physiologie, Bd. 1. Virchow, Archiv für pathologische Anatomie, Bd. 6. Kistiakowsky, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 51, 1865. Caliburcès, comptes rendus 1858.

für dieselben gibt. Die Muskelsubstanz ist unter allen irritabeln Substanzen die irritabelste. Doch gibt es sowohl hinsichtlich der Erregbarkeit, als hinsichtlich der Form der Bewegungen auch hier manchfache Abstufungen. Die Bewegung der glatten Muskelzellen nähert sich noch mehr den Protoplasmabewegungen: im Vergleich mit der quergestreiften Muskelfaser wird die glatte weniger leicht erregt, es verfliesst eine längere Zeit zwischen der Einwirkung des Reizes und dem Stattfinden der Bewegung, die Bewegung selber ist langsamer. Eine wesentliche Differenz der Muskelzusammenziehung von der Protoplasmabewegung besteht aber in der Contractionsform. Der Muskel zeigt niemals unregelmässige Gestaltveränderungen, sondern seine Contraction wird in der Regel durch eine gleichmässige Verkürzung und Verdickung der contractilen Zellen, der glatten oder quergestreiften Muskelfasern, erzeugt.

Es gibt eine grosse Reihe physikalischer und chemischer Agentien, welche die Muskelzellen erregen: mechanische Einwirkungen, erhöhte Temperatur und vor allen der elektrische Strom, sodann die verschiedensten Säuren, Alkalien und Salze. Alle diese erregenden Einwirkungen tödten, wenn sie in übermässiger Stärke zur Anwendung kommen, die contractile Substanz. Im lebenden Organismus ist die Bewegung der Mukelzelle von den sogenannten Nervenerregungen abhängig, die vielleicht im Wesen mit der elektrischen Reizung zusammenfallen.

Ohne Zweifel existiren auch für die Protoplasmabewegungen, die Flimmer- und Samenbewegungen solche durch den Lebensprocess selbst erzeugte Reize. Jedenfalls aber sind jene Bewegungen nicht wie die Muskelbewegungen durch Reize bedingt, die sich in einem andern Gewebe, dem Nervengewebe, entwickeln, sondern es muss angenommen werden, dass dort die bewegte Substanz ebensowohl irritirend als irritabel ist, dass sie nicht, wie die irritable Muskelsubstanz, noch eine irritirende Substanz neben sich hat.

Das Nähere über die Muskelbewegungen vergl. in der speciellen Physiologie.

B. Aeusserungen der Molecularkräfte.

§. 40. Wärme-, Licht- und Elektricitätsentwicklung der Zelle.

Die lebendigen Kräfte, welche als Molecularkräfte in den Elementarorganismen wirksam sind, äussern sich entweder als Wärme- oder als Elektricitätsentwicklung oder auch in seltenen Fällen als Lichtphänomene. Der Stoffwechsel der Zelle besteht, wie wir in §. 35 gesehen haben, zu einem grossen Theil in Oxydationsprocessen. Bei allen Oxydationen oder Verbrennungen beobachten wir aber Wärmebildung. Auch bei den sogenannten Gährungsvorgängen, welche nach unserer früheren Darstellung Phänomene des Zellenstoffwechsels sind, entwickeln sich in der Regel beträchtliche Wärmemengen. Intensive Oxydationsprocesse

sind ferner ausser mit Wärme- auch mit Lichterscheinungen verknüpft; zuweilen werden daher letztere ebenfalls an Zellen beobachtet. Von der lebenden Pflanzenzelle sind keine Fälle von Lichtentwicklung sicher bekannt, dagegen ist das zuweilen vorkommende Leuchten faulenden Holzes wahrscheinlich durch Oxydation der Cellulose bedingt. Im Thierreich sind es gewisse Insecten (die Lampyriden), bei denen ein in Zellen abgelagertes phosphorhaltiges Fett in Folge seiner Verbrennung Licht entwickelt. Ausserdem liefern zahlreiche niedere Seethiere (Quallen, Polypen, Infusorien u. s. w.) jene leuchtenden Absonderungen, durch welche das Meerleuchten verursacht wird. Eine Elektricitätserzeugung von bedeutender Stärke findet sich in den Zellen des elektrischen Organs (§. 25), eine schwächere in allen Nerven- und Muskelelementen der Thiere. Trotz der functionellen Bedeutung, welche der Wärmebildung und den elektrischen Phänomenen zukommt, müssen wir uns jedoch hier mit diesem Hinweis begnügen, da beide Erscheinungen ihre Bedeutung erst in dem Connex der Organe des zusammengesetzten Organismus erhalten.

Ueber die Wärmebildung s. unten §. 52, über die elektrischen Phänomene der Nerven und Muskeln s. die Physiologie der Nerven- und Muskelfaser (spec. Physiologie, 2. Abschn.).

3. Die Fortpflanzung der Zelle.

§. 41. Formen der Zellengenese.

Die Zelle pflanzt auf dreierlei Weise sich fort:

1) durch endogene Vermehrung,
2) durch Theilung, und
3) durch Knospenbildung.

Diese drei Formen der Fortpflanzung der Zelle lassen sich auf eine einzige zurückführen: auf die Fortpflanzung durch Theilung des Zelleninhalts. Theilt sich der Zelleninhalt, ohne dass die Membran der Zelle sich daran betheiligt, so nennen wir es endogene Vermehrung. Theilt sich hingegen mit dem Inhalt zugleich die Membran, so haben wir eine im engeren Sinn so genannte Theilung vor uns. Geschieht endlich diese Theilung, nachdem zuvor der Zelleninhalt in einer bestimmten Richtung vorwiegend zugenommen hat, so entsteht eine Knospenbildung.

Die Zellenvermehrung beginnt in der Regel mit einer Vermehrung des Kerns. Entweder erfolgt die letztere durch eine Theilung oder Knospenzeugung des ursprünglichen Kerns, oder dieser löst sich in dem Protoplasma auf, und es entstehen so viel neue Kerne, als sich neue Zellen bilden. Die letztgenannte Art der Kernvermehrung ist bei der Pflanzenzelle, wie es scheint, die allein vorkommende, bei der animalischen Zelle findet sich dagegen in der Regel eine Theilung des ursprüng-

lichen Kerns, welcher eine Theilung des Kernkörperchens voranzugehen pflegt.

Die endogene Zellenbildung ist die gewöhnliche Fortpflanzungsweise im Anfang der Entwicklung des Organismus. Der Keim der Pflanzen und der Thiere ist ursprünglich eine einzige Zelle, die bald als Ei (bei den geschlechtlich sich fortpflanzenden Thieren), bald als Keimzelle (bei den ungeschlechtlich sich fortpflanzenden Organismen) oder auch als Keimbläschen (bei den phanerogamischen Pflanzen, nicht zu verwechseln mit dem Keimbläschen des Thiereies) bezeichnet wird. Die Weiterentwicklung dieses Keims wird nun dadurch eingeleitet, dass sein Inhalt, nachdem der erste Zellenkern (das Keimbläschen des Thiereies), verschwunden ist, in eine Anzahl zunächst hüllenloser Zellen mit neuen Kernen sich theilt. Beim Ei bezeichnet man dieses Zerfallen des Inhalts als den Furchungsprocess des Eies. (Fig. 15 A und B. sind z. B. die zwei

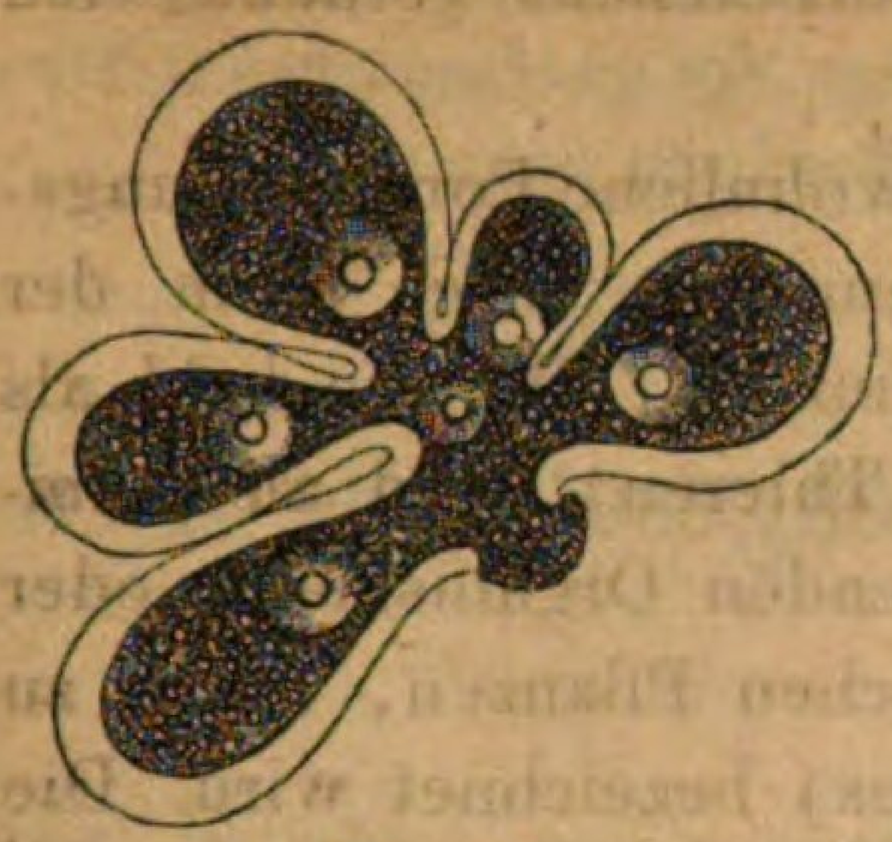


Fig. 15.

ersten Stadien der Furchung des Säugethiereies.) In dem Fortschritt des Furchungsprocesses ist die Theilung die fast ausschliessliche Vermehrungsweise, und der ganze Aufbau der Pflanzen- und Thierorganismen beruht im Allgemeinen auf fortgesetzten Zellentheilungen. Nur in einzelnen Fällen schiebt sich bei der Weiterentwicklung der Gewebe und Organe noch einmal eine endogene Zellenbildung, d. h. eine Theilung des Inhalts bei Erhaltung der Membran der Mutterzelle, ein. Dies findet z. B. in dem durch seine endogene Zellenwucherung ausgezeichneten Knorpelgewebe statt.

Die Fortpflanzung der Zelle durch Knospenbildung unterscheidet sich von der gewöhnlichen Theilung blos durch den eigenthümlichen, einseitigen Wachsthumsprocess, welcher der Theilung vorangeht. Zuweilen beruht die Bildung der Eier auf einer Knospenzeugung, wie dies Meissner bei den Gordiaceen und einigen Ascariden beobachtete. (Fig. 16 knospende Eizellen von Gordius nach Meissner*). Sonst ist die Knospen-

*) Eine Entstehung der Eier durch deutliche Knospenbildung habe ich gelegentlich auch bei der Bohrmuschel (Pholas dactylus) beobachtet.



bildung der Zelle vorzüglich bei den Pflanzen und bei niederen Thieren verbreitet. Ueberall wo der ganze Organismus durch Knospenzeugung sich fortpflanzt, da ist diese in der Vermehrungsweise der einfachen Zelle schon vorgebildet.

Fig. 16.

Neben den drei angeführten Formen der Zellenfortpflanzung hat man früher auch noch eine freie Zellenbildung angenommen, d. h. eine Zellenbildung, welche nicht die Präexistenz einer andern Zelle voraussetzt, sondern frei in einer bildungsfähigen Substanz erfolgen sollte. Die Thier-Histologie wurde zu dieser Annahme theilweise durch die sogenannte freie Zellenbildung der Phytotomen veranlasst, welche in Wirklichkeit eine endgene Zellenbildung ist, bei welcher jedoch die Tochterzellen nur aus einem Theil des protoplasmatischen Inhalts der Mutterzellen sich bilden. Diese Form der Zellenbildung findet sich nicht nur im Pflanzenreich, z. B. bei der Bildung der Keimbläschen im Embryosack, sondern auch im Thierreiche, bei der s. g. partiellen Dotterfurchung. Eine freie Zellenbildung im früheren Sinne, d. h. ausserhalb schon vorhandener Zellen, kommt nirgends vor, sondern die scheinbar frei entstandenen Zellen sind immer theils aus Theilung, theils aus endogener Vermehrung hervorgegangen. Der Nachweis dieset Thatsache wurde theils durch die weitere Verfolgung des Furchungsprocesser (Reichert, Remak), theils durch die Erforschung der pathologischen Zellenbildungen (Virchow) geliefert. Hierdurch ist die Lehre von der Zellengenese erst in Einklang gebracht mit der Lehre von der Entstehung der Organismen, in der es für die heutige Schöpfung ebenso als ein Gesetz gilt, dass ein Organismus immer aus einem vorhandenen Organismus entstehen müsse, wie es nun für unsere heutige Erfahrung als ein Gesetz zu betrachten ist, dass jede Zelle aus einer vorhandenen Zelle ihren Ursprung nimmt.

Die physikalischen Ursachen der Zellenvermehrung sind uns noch völlig unbekannt. Die Theorie, welche Schwann einst von der Zellenbildung aufgestellt, und nach welcher diese eine schichtenweise Krystallisation quellungsfähiger Materien sein sollte, ist heute, als unvereinbar mit vielen Erfahrungen, verlassen. Bedeutungsvoll für eine künftige Theorie ist wohl die Thatsache, dass das Protoplasma der pflanzlichen Zellen vor beginnender Theilung zur Ruhe kommt und die Tropfenform annimmt; aber selbst dieses Merkmal trifft bei der thierischen Zelle nicht immer zu. So bleibt fast als einziger Anhaltspunkt die Rolle, die der Kern bei allen Zellenvermehrungen zu spielen scheint, sei es nun dass derselbe durch Molecularattraction auf das umgebende Protoplasma, oder sei es dass er durch seine Auflösung im Protoplasma auf die chemische und physikalische Constitution des letztern einwirkt. Das Protoplasma nimmt in der Regel vor beginnender Zellentheilung eine dichtere und feinkörnigere Beschaffenheit an. Oft vermindert sich sichtlich seine Adhäsion gegen die Membran: es zieht sich von derselben zurück wie Quecksilber von einer Glaswand. Sind die neuen Kerne, um welche sich die Tochterzellen ballen, entstanden, so nimmt dann auch das Protoplasma wieder seine frühere Beschaffenheit an. Wo während des Theilungs-

processes an der Membran Veränderungen geschehen (Einschnürungen, Ausbuchtungen), da erfolgen solche offenbar nur passiv, in Folge der mechanischen Kräfte, welche der Inhalt bei seinen Veränderungen auf die Membran äussert.

III. Die Functionen der zusammengesetzten Organismen.

Die Functionen der zusammengesetzten Organismen zerfallen wie diejenigen des Elementarorganismus

1) in Erscheinungen des Stoffwechsels,
2) in Aeusserungen lebendiger Kräfte und
3) in Fortpflanzungsverrichtungen.

Die Zelle ernährt sich, indem sie Stoffe aufnimmt und abgibt, assimilirt und zersetzt. Aufnahme und Abgabe, Assimilirung und Zersetzung der Stoffe bilden auch den Ernährungsprocess der zusammengesetzten Organismen. Zugleich aber ist der Stoffwechsel jedes einzelnen bedingt durch den Stoffwechsel in allen andern, die neben ihm existiren. Die Stoffe, die von der Pflanze assimilirt und organisirt wurden, dienen dem Thiere zur Nahrung und zum Aufbau seiner Bestandtheile. Die Stoffe, die der Zersetzungsprocess im Thierleibe liefert, vermag die Pflanze wieder zu verwenden, um aus ihnen ihre zersetzten Bestandtheile zu restituiren. So erhebt sich über dem Stoffwechsel im Einzelorganismus ein Kreislauf der Stoffe, der alle lebenden Wesen an einander kettet. Aus diesem Kreislauf entwickelt sich aber jene reiche Summe lebendiger Kräfte, welche namentlich in den Thierorganismen in der Form von Bewegung und Wärmebildung frei wird.

1. Der Stoffwechsel im Pflanzen- und Thierkörper.

A. Die Ernährung der Pflanzen.

§. 42. Die Nahrungsstoffe der Pflanze im Allgemeinen.

Die Pflanze ersetzt, wie jeder Organismus, auf dem Weg der Ernährung die Bestandtheile ihres eigenen Leibes. Jede Pflanze besteht nun aus verbrennlichen und aus feuerbeständigen Verbindungen. Unter dem Einfluss einer höheren Temperatur verwandelt sich ein Theil der Pflanzenbestandtheile, und zwar der grösste, in gasförmige Producte, ein kleiner Theil bleibt als Asche zurück. Aehnlich wie die Pflanze durch eine höhere Temperatur in gasförmige Stoffe, welche in die Atmosphäre übergehen, und in zurückbleibende feste Stoffe getrennt werden kann, so entnimmt sie auch das Material ihrer Ernährung theils der

Atmosphäre, theils den festen, aber löslichen Bestandtheilen des Bodens. Des Atmosphäre entnimmt sie vorwiegend das Bildungsmaterial ihrer organischen Bestandtheile, die bei der Verbrennung wieder in die Atmosphäre zurückkehren, dem Boden entnimmt sie vorwiegend die unorganischen Salze, die bei der Verbrennung als Asche zurückbleiben. Einige der organischen Bildungsstoffe werden jedoch entweder gleichzeitig aus der Atmosphäre und aus dem Boden aufgenommen, nämlich die Kohlensäure und das Wasser, oder allein aus dem Boden, nachdem jedoch der ursprünglich auch theilweise in der Atmosphäre enthaltene Stoffe an das den Boden durchdringende Wasser gebunden wurde, so das Ammoniak.

Die Stoffe, welche der Pflanze zur Ernährung dienen, sind in Gestalt unorganischer Verbindungen sowohl in der Atmosphäre wie in dem Boden enthalten. Die Pflanze übt also bei ihrem Ernährungsprocesse eine organisirende Thätigkeit aus. Aus der Atmosphäre bezieht sie Kohlensäure, Sauerstoff und Wasserdampf, aus dem Boden Wasser, Kohlensäure, Ammoniak, Kali-, Natron-, Kalk- und Magnesiasalze, deren Metalle mit Chlor, Phosphorsäure, Schwefelsäure, Kohlensäure verbunden sind, ausserdem geringe Mengen von Kieselsäure, von Eisen und Mangan, neben den Chlorverbindungen nehmen die Seepflanzen ferner Brom- und Jodsalze auf. Aus diesen Stoffen bildet die Pflanze ihre Kohlenhydrate, Fette und Albuminate, ihre organischen Säuren und Basen, endlich ihre ätherischen Oele und Harze. Sie bildet diese ihre Bestandtheile namentlich aus der Kohlensäure, dem Sauerstoff und dem Wasser der Atmosphäre, aus dem Wasser, der Kohlensäure und dem Ammoniak, theilweise auch aus der Schwefelsäure der schwefelsauren Salze des Bodens. Mit den übrigen unorganischen Stoffen, die sie dem Boden entnimmt, sind jene organischen Bestandtheile theils chemisch verbunden, theils blos innig gemengt. So sind z. B. die organischen Säuren in der Regel mit unorganischen Basen und umgekehrt die Pflanzenbasen mit unorganischen Säuren verbunden. Die Albuminate kommen in chemischer Verbindung mit Alkali vor, sie sind aber ausserdem innig mit Salzen gemengt.

§. 43. Die Nahrungsstoffe der Luft.

Unter den atmosphärischen Nahrungsstoffen der Pflanze nimmt die Kohlensäure die wichtigste Stelle ein. Die atmosphärische Luft ist bekanntlich ein Gasgemenge von sehr unveränderlicher Zusammensetzung, das in 100 Volumtheilen nahehin 21 Theile Sauerstoff und 79 Stickstoff enthält. Gegen diese beiden Hauptgase der Luft ist die Menge der in ihr enthaltenen Kohlensäure von fast verschwindender Kleinheit, sie beträgt nur $^1|_{25}$ auf 100 Volumtheile. Auch dieser Gehalt

der Luft an Kohlensäure ist übrigens ein äusserst constanter, er ist, abgesehen von Räumen, in denen sich durch die Respiration der Thiere oder durch Verbrennung kohlenstoffhaltiger Substanzen sehr viel Kohlensäure entwickelt, auf den verschiedensten Punkten unserer Erdoberfläche der nämliche. Alle grünen Theile der Pflanzen saugen nun unter dem Einfluss des Sonnenlichts von dieser Kohlensäure an, indem sie gleichzeitig Sauerstoff aushauchen. Die Kohlensäureaufnahme, welche durch die grünen Pflanzentheile im Sonnenlicht geschieht, ist jedoch nicht die einzige Quelle des reichen Kohlenstoffgehalts der Pflanzen: von den Landpflanzen wird ausserdem durch die Wurzeln in Wasser gelöste Kohlensäure aufgenommen, und die Aufnahme solch' gelöster Kohlensäure geschieht bei den Wasserpflanzen auch durch die grünen Theile ihrer Oberfläche. Aber da die Kohlensäure, welche im Wasser des Bodens und im angesammelten Wasser gelöst vorkommt, aus der Atmosphäre absorbirt ist, so stammt dennoch auch der auf diesem Weg in die Pflanze gelangende Kohlenstoff indirect von der Kohlensäure der Luft her. In einer Atmosphäre, der man durch Kalkwasser fortwährend ihre Kohlensäure entzieht, sterben daher die Pflanzen bald ab; ebenso aber verkümmern solche Pflanzen, die man im Dunkeln aufbewahrt, allmälig und gehen zu Grunde. Die letztere Thatsache beweist, dass die direct der Atmosphäre entnommene Kohlensäure für die Ernährung der Pflanze unerlässlich ist.

Ein zweites Nahrungsmittel, welches die Pflanze der Atmosphäre entnimmt, ist der Sauerstoff. Jede Pflanze absorbirt im Dunkeln mit ihrer ganzen Oberfläche Sauerstoffgas, während sie zugleich Kohlensäure aushaucht. Die nicht grünen Theile der Pflanze setzen diese Aufnahme von Sauerstoff und Aushauchung von Kohlensäure auch unter dem Einfluss des Lichtes fort.

Die Kohlensäure- und Sauerstoffaufnahme der Pflanze unterscheiden sich demnach dadurch, dass die directe Kohlensäureaufnahme bloss intermittirend, unter Einfluss des Lichtes, geschieht, während die directe Sauerstoffaufnahme continuirlich erfolgt, da die nicht grünen Pflanzentheile auch im Licht Sauerstoff aufnehmen. Beide Gaswechsel stehen ferner in einer innigen gegenseitigen Beziehung: denn jede Kohlensäureaufnahme ist von einer Sauerstoffabgabe, jede Sauerstoffaufnahme von einer Kohlensäureabgabe begleitet. Das quantitative Verhältniss beider Gaswechsel ist aber ein solches, dass die Pflanze stets mehr Kohlensäure aufnimmt als abgibt und mehr Sauerstoff abgibt als aufnimmt. Im Ganzen vermindern daher die Pflanzen den Kohlensäuregehalt der sie unmittelbar umgebenden Atmosphäre und vermehren deren Sauerstoffgehalt. Es gibt eine Reihe von Ursachen, welche eine diesem Gaswechsel der Pflanzen entgegengesetzte Wirkung auf die Atmosphäre ausüben. Vor Allem ist es der Respirationsprocess der Thiere, durch welchen der Luft fortwährend Sauerstoff entzogen

und dafür Kohlensäure zugeführt wird. Eine ähnliche Veränderung erfährt aber die Luft durch jeden Verbrennungsprozess, sowie durch die Processe der Verwesung und Fäulniss, die gleich der Verbrennung und der Respiration mit einer Oxydation kohlenstoffhaltiger Substanzen verbunden sind. Diese sämmtlichen Oxydationsprocesse würden mit der Zeit der Luft ihren Sauerstoff entziehen und ihr eine entsprechende Menge Kohlensäure dafür zurückgeben, sie würden also allmälig die Zusammensetzung der Atmosphäre ändern. Auch die Pflanzen für sich würden eine solche Aenderung, aber in entgegengesetzter Richtung herbeiführen: sie würden allmälig sämmtliche in der Atmosphäre vorhandene Kohlensäure vernichten und dafür die Atmosphäre an Sauerstoff reicher machen. Wie der Gaswechsel der Pflanzen die Verarmung der Luft an Sauerstoff verhütet, so verhütet der Gaswechsel bei der Respiration der Thiere und bei den Verbrennungsprocessen die Verarmung der Luft an Kohlensäure. Da innerhalb der unserer Untersuchung zugänglichen Zeit die Zusammensetzung der Luft sich nicht merklich geändert hat, so müssen wir schliessen, dass beide Vorgänge sich das Gleichgewicht halten, dass der Ueberschuss von Sauerstoff, der durch die Pflanzen an die Luft abgegeben wird, gerade ausreicht, um den durch die Respiration der Thiere und die Verbrennungen entstehenden Ausfall zu decken, und dass der durch die letztgenannten Processe entstehende Ueberschuss von Kohlensäure ebenfalls genau so gross ist, um den durch den Gaswechsel der Pflanzen herbeigeführten Verlust an Kohlensäure wieder auszugleichen.

Man hat die Pflanzen wegen des Einflusses, den sie auf die Zusammensetzung der Atmosphäre ausüben, häufig Regulatoren oder selbst Verbesserer der Luftzusammensetzung genannt. Solche Luftverbesserer sind in der That die Pflanzen den Thieren gegenüber, von deren Standpunkt man hierbei ausging. Aber es können ebensowohl die Thiere gegenüber den Pflanzen Luftverbesserer genannt werden, denn eine Regulirung der Luftzusammensetzung kommt erst durch das Zusammenwirken beider Respirationsprocesse, des pflanzlichen und des thierischen, zu Stande.

Die Ursache des fortwährenden Gleichgewichts, das zwischen den beiden Processen stattfindet, wird man offenbar in den Processen selber zu suchen haben. Denken wir uns die Menge der Pflanzen im Verhältniss zu derjenigen der Thiere vermindert, so würde sich sehr bald eine Zunahme der Kohlensäure und eine Abnahme des Sauerstoffs der Atmosphäre ergeben. In einer Atmosphäre solcher Zusammensetzung aber würde die Existenzbedingung für die Thiere im Allgemeinen ungünstiger, für die Pflanzen günstiger geworden sein, da sich für jene ein Hauptnahrungsmittel vermindert, für diese vermehrt hätte. Es müsste daher die Zahl der Pflanzen zunehmen, die Zahl der Thiere abnehmen. Dies würde so lange geschehen, bis ein Gleichgewichtszustand einträte, bei welchem die Zusammensetzung der Atmosphäre unverändert bliebe. Dieser Gleichgewichtszustand ist nun, wie wir gesehen haben, in der That in unserer gegenwärtigen Atmosphäre vorhanden.

Eine andere Frage ist es dagegen, ob ein solcher Gleichgewichtszustand

immer existirt habe. Die Geologie lehrt uns, dass in einer früheren Periode unsere Erde mit einer weit üppigeren Vegetation bedeckt war als gegenwärtig, und dass diese Vegetation vorhanden war, lange bevor die ersten Thiere auf der Erde erschienen. Hieraus folgt, dass es in der That in der Geschichte unserer Erde eine Zeit gegeben hat, in welcher die Atmosphäre sich fortwährend veränderte, in welcher sie fortwährend an Kohlensäure ab- und an Sauerstoff zunahm. Die riesigen Mengen von Kohle, die auf diese Weise allmälig angehäuft wurden, zeugen für den eminenten Kohlensäuregehalt jener vorweltlichen Atmosphäre. Woher dieser Kohlensäuregehalt stammt, ist leicht erklärlich, wenn wir erwägen, dass die Erde allmälig erst aus dem feuerflüssigen in den festen Zustand gerathen ist. Es war also ein grossartiger Verbrennungsprocess, der jeder Entstehung organischer Wesen voranging. Die Organismen, die zuerst entstehen konnten, mussten solche sein, welche die Kohle der bei jener Verbrennung massenhaft entstandenen Kohlensäure in sich anhäuften, d. h. Pflanzen. Erst nachdem sich die Menge der atmosphärischen Kohlensäure beträchtlich vermindert hatte und an ihre Stelle eine grössere Menge von Sauerstoff getreten war, konnten solche Organismen entstehen, die selbst Sauerstoff verzehrten und dagegen neue Kohlensäure erzeugten, d. h. Thiere. Nachdem nun aber beide Reihen von Organismen vorhanden waren, mussten dieselben allmälig in einen Gleichgewichtszustand gerathen, in welchem die relative Zahl der thierischen Organismen nicht weiter zunehmen und die relative Zahl der pflanzlichen Organismen nicht weiter abnehmen konnte.

§. 44. Die Nahrungsstoffe des Bodens.

Von den Nahrungsstoffen des Bodens, welche die Pflanze mittelst ihrer Wurzeln aufnimmt, ist das Wasser derjenige, von welchem die Pflanze die reichlichste Menge bedarf, und welcher ausser durch die Wurzeln wahrscheinlich in geringer Quantität auch durch die Blätter aus der Atmosphäre aufgenommen wird. Das Wasser ist das Medium, welches die wichtigsten organischen und unorganischen Bestandtheile der Pflanze gelöst enthält. Mittelst des Wassers werden alle Nahrungsmittel, die gasförmigen wie die festen, von der Pflanze aufgenommen und in ihr weiter verbreitet. Es gibt daher kein einziges Element, das in die Zusammensetzung der Pflanzen eingeht, welches nicht irgend einmal in wässeriger Lösung existirt hätte. Dasjenige Wasser, welches die Pflanze auf diese Weise als Lösungs- und Verbreitungsmittel ihrer Nahrungsstoffe in sich aufnimmt, gibt sie, indem diese Stoffe zu festen Gewebsbestandtheilen der Pflanze werden, wieder nach aussen ab, es verdunstet fortwährend das in die Zellen und Gewebe imbibirte Wasser, um durch neues, welches aus der Wurzel aufsteigt, ersetzt zu werden. Diese Wasserverdunstung geschieht von der ganzen Oberfläche der Pflanze, namentlich aber von den Blattorganen. Man muss annehmen, dass in einer gegebenen Zeit eben so viel Wasser von der Oberfläche der Pflanze verdunstet, als in derselben Zeit als Lösungsmittel der Nahrungsstoffe wieder angesaugt wird, denn es folgt dies unmittelbar aus der Unveränderlichkeit des Wassergehalts der Pflanze.

Ein Theil des Wassers wird aber nicht als blosses Lösungsmittel der andern Nahrungsstoffe, sondern selbst als Nahrungsstoff von der Pflanze aufgenommen. Es ist keinem Zweifel unterworfen, dass die Pflanze Wasser in seine Bestandtheile zersetzt, und dass aus demselben ein Theil des Wasserstoffs ihrer Bestandtheile herstammt, während der Sauerstoff des Wassers theils gleichfalls in der Pflanze organische Verbindungen eingeht, theils aber in die Atmosphäre abgeschieden wird. Ein Beweis für diese Function des Wassers als Nahrungsstoff liegt darin, dass nach Sennebier's Versuchen die Pflanzen nicht genau eben so viel Wasser aus ihrer Oberfläche abdunsten, als sie durch ihre Wurzel aufnehmen, sondern dass sich die Menge des ausgeschiedenen zur Menge des aufgenommenen Wássers ungefähr verhält wie 13 : 15. Der Ueberschuss des aufgenommenen Wassers kann nur davon herrühren, dass ein entsprechendes Gewicht Wasser in seine Bestandtheile zerlegt und assimilirt wird.

In Wasser gelöst werden die Verbindungen des Ammoniaks und der Salpetersäure von der Pflanze aufgenommen. Das Ammoniak bildet sich in reichlicher Menge als kohlensaures, phosphorsaures und chlorwasserstoffsaures Salz bei der Fäulniss organischer Körper. Durch die Verwesung der Bodenbestandtheile unter dem Einfluss von Luft und Ferment bildet sich auf Kosten der Ammoniaksalze Salpeter. Umgekehrt können aber auch unter dem Einfluss von Reductionsfermenten aus den salpetersauren Salzen Ammoniaksalze hervorgehen. Ausser der Fäulniss und Verwesung geben noch andere chemische und atmosphärische Processe zur Entstehung jener Sauerstoff- und Wasserstoffverbindungen des Stickstoffs Veranlassung. Namentlich scheint dies von allen Processen zu gelten, die mit Ozonbildung verknüpft sind. So bildet sich beim Durchschlagen des elektrischen Funkens durch eine Luftsäule, also auch bei jedem Blitzschlag, Salpetersäure, indem Stickstoff und Sauerstoff der atmosphärischen Luft eine chemische Verbindung mit einander eingehen. Bei jeder Verbrennung entsteht, wie Schönbein entdeckt hat, salpetrigsaures Ammoniak, indem offenbar Wasserdampf zersetzt wird und sich der Stickstoff der Luft mit dem frei werdenden Wasserstoff und Sauerstoff verbindet. So ist theils in Folge der letzterwähnten Processe theils in Folge des bei den Verwesungen organischer Körper entstehenden kohlensauren Ammoniak, welches flüchtig ist, in der Atmosphäre neben dem unverbundenen Stickstoff stets eine geringe Quantität von Stickstoff in der Form des Ammoniaks, der Salpetersäure oder salpetrigen Säure enthalten. Diese Verbindungen werden aber leicht theils von dem Regenwasser absorbirt theils an der Oberfläche der Körper, namentlich auch an der Oberfläche der obersten porösen Bodenschichte, verdichtet und so den Wurzeln der Pflanzen wieder zugeführt. Das Ammoniak und die Salpetersäure sind die einzigen Stickstoffquellen der Pflanze. Dem Ammoniak kommt aber die hervorragendere Rolle als solche zu. Die Sal-

petersäure findet sich vorzugsweise nur in kalk- oder alkalireichem Boden vor, sie fehlt dem Thonboden, dem süssen Wasser, dem Meerwasser; gewisse Landpflanzen aber scheinen nach den Versuchen von Knop und Stohmann die Salpetersäure als Nahrungsmittel zu bevorzugen.

Die obige Theorie der Stickstoffernährung der Pflanzen wurde zuerst von Liebig im Zusammenhange ertwickelt. Hauptsächlich in einem Punkte sind jedoch die ursprünglichen Ansichten dieses Chemikers unzureichend gewesen und durch neuere Erfahrungen vervollständigt worden. Die Liebig'sche Theorie betrachtete Fäulniss und Verwesung als die einzigen Ursprungsquellen des Ammoniaks und der Salpetersäure. Dass bei Verbrennungen und atmosphärischen Processen diese wichtigen Nährmittel der Pflanze ebenfalls entstehen, wurde hauptsächlich durch Schönbein's Arbeiten gezeigt, und schon früher hat Faraday die hiermit im Zusammenhang stehende Thatsache erwiesen, dass zahlreiche Körper an ihrer Oberfläche flüchtige Stickstoffverbindungen condensiren. Diese Thatsachen sind schon desshalb von nicht geringer Wichtigkeit, weil sie geeignet sind auf die Entstehung pflanzlicher Organismen Licht zu werfen. Die frühere Theorie Liebig's fusst auf einem beständigen Kreislauf des Stoffe innerhalb der organischen Natur; sie vermag daher nicht zu deuten, wie organische Wesen jemals entstehen konnten. Durch die genannten Arbeiten wurde aber gezeigt, auf welche Weise der atmosphärische Stickstoff übergeführt werden kann in die Verbindungen des Ammoniaks und der Salpetersäure, welche neben der Kohlensäure als die primitivsten organischen Verbindungen betrachtet werden müssen.

Eine von der obigen wesentlich verschiedenen Ansicht wurde von Mulder ausgebildet. Nach dieser soll der Stickstoffgehalt der Pflanzenbestandtheile allerdings aus dem Ammoniak stammen, aber nicht aus freiem Ammoniak, sondern aus den Ammoniaksalzen gewisser Säuren, welche die so genannten Humussubstanzen der Ackererde bilden, und welche wahrscheinlich alle ternär (aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Sauerstoff) zusammengesetzt sind. Die Humussäuren selbst sind Zersetzungsdroducte verwesender organischer Körper, theils löslich theils unlöslich in Wasser, aber wegen der steten Veränderungen, die sie erfahren, hinsichtlich ihrer chemischen Constitution noch wenig bekannt. Dass diese Humussäuren für die Vegetation eine wichtige Bedeutung haben ist nun allerdings unzweifelhaft, da die Pflanzen, die in einem derselben ermangelnden Boden wachsen, nur kümmerlich sich ernähren. Anderseits aber ist es ebenso gewiss und durch Versuche festgestellt, dass Pflanzen in einem rein unorganischen Boden sich entwickeln können.. Saussure hat nun zwar gefunden, dass von den Wurzeln sehr geringe Mengen der Humussäuren aufgenommen werden. Jedenfalls bliebe aber hiernach freies Ammoniak immer noch eine Hauptquelle des Stickstoffgehalts der Pflanzen: ausserdem sind jene Versuche nicht vollständig beweisend, weil das Verschwinden geringer Mengen von Humussubstanzen auch leicht durch ihre Zersetzung bedingt sein kann. Viel wahrscheinlicher ist es, dass die in dem Boden enthaltenen organischen Säuren zunächst das kohlensaure Ammoniak, welches bei der Verwesung der Düngerbestandtheile entsteht, zersetzen, so dass freie Kohlensäure und Ammoniak in Wasser gelöst von der Wurzel aufgenommen werden können. Ob übrigens kleine Quantitäten jener Humussäuren noch als solche resorbirt und erst in der Pflanze zersetzt werden, hat offenbar für die Theorie der Pflanzenernährung keine wesentliche Bedeutung mehr*).

*) Mulder, Versuch einer allgemeinen physiologischen Chemie. Braunschweig

Mit dem Ammoniak werden von den Wurzeln der Pflanze die sämmtlichen feuerbeständigen Bestandtheile aufgenommen. Auch sie gelangen in Wasser gelöst in die Pflanze. Ein Theil derselben bleibt, indem er sich innig mit den organischen Pflanzenbestandtheilen mengt, in seiner chemischen Constitution unverändert, ein anderer Theil aber wird durch den Einfluss jener organischen Pflanzenbestandtheile zersetzt: so verbinden sich organische Säuren mit unorganischen Basen, unorganische Säuren mit organischen Basen. Zuweilen kommt selbst eine Zersetzung in die Elemente vor: dies ist nachweislich der Fall mit der Schwefelsäure der schwefelsauren Salze, von welcher der sämmtliche Schwefel der organischen Verbindungen (der Albuminate, gewisser ätherischer Oele) herstammt.

Indem die Pflanze die Bestandtheile des Bodens sich aneignet, absorbirt sie dieselben nicht in denjenigen Mengeverhältnissen, in welchen sie in der Atmosphäre und im Boden sich vorfinden, sondern sie nimmt manche in relativ grösserer, andere in kleinerer Menge auf. Eine vorwiegende Anziehungskraft übt sie stets auf diejenigen Stoffe aus, die für ihr Leben unerlässlich sind, und aus denen sie ihre zersetzten Gewebsbestandtheile wieder herstellt. Diese Auswahl mittelst der Wurzel wird durch die Ackererde selbst schon vorbereitet, indem letztere gleichfalls geneigt ist Ammoniak und Kohlensäure, sowie unter den Salzen diejenigen, die für die Vegetation besonders nützlich sind, reichlicher zu absorbiren. Es sind namentlich die Salze des Kali und der Phosphorsäure, auf welche die humusreiche Ackererde eine starke Anziehung ausübt, weniger die Salze der Schwefelsäure, des Natrons oder Kalks, der Bittererde, das Eisen und Mangan. Aus diesem Grunde hat auch die Beschaffenheit der Ackererde auf die Vegetation den grössten Einfluss. Manche Pflanzen verkümmern, wenn sie in einen andern Boden versetzt werden, andere ändern wesentlich ihre Beschaffenheit.

Die anziehende Kraft, welche die humusreiche Ackererde gegen die genannten anorganischen Salze ausübt, ist so gross, dass sie aus Lösungen dieselben fast ganz an sich zieht und nahezu reines Wasser zurücklässt. Dass aber ausserdem die Wurzel selbst noch besondere Anziehungskräfte äussert, erhellt daraus, dass das Mengeverhältniss der anorganischen Bestandtheile der Pflanze oft sehr verschieden ist von dem Mengeverhältniss der anorganischen Bestandtheile des Bodens. Es wäre hiernach eine ganz unrichtige Vorstellung, wenn man glaubte, die Flüssigkeit der Ackererde werde unmittelbar als solche von der Wurzel aufgesaugt, es ist vielmehr die Lösung, welche in die Wurzel eintritt, ganz verschieden zusammengesetzt von der Lösung, welche sie aussen umgibt. Da dieser selbe Fall im Allgemeinen bei den endosmotischen Erscheinungen stattfindet, so hat dies nichts Räthselhaftes. Die Factoren im Einzelnen nachzuweisen, welche hier die Endosmose gerade so und nicht anders bestimmen, ist aber bis jetzt noch

1844. Liebig, die Chemie in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie, 7. Aufl. Braunschweig 1862.

nicht möglich gewesen. Chemische Anziehungen spielen bei dieser Endosmose, wie auch bei der Absorption der atmosphärischen Gase durch die Oberfläche der Pflanze, offenbar eine Hauptrolle *).

§. 45. Die Bewegung der Nahrungssäfte in der Pflanze.

Die Aufnahme von Wasser, Ammoniak, Kohlensäure und Salzen durch die Wurzel, von Kohlensäure und Sauerstoff durch die freie Oberfläche der Pflanze ist begleitet von einer steten Bewegung der assimilirt werdenden Nahrungsstoffe im Innern des pflanzlichen Organismus. Das Wasser, welches die aus dem Boden stammenden Nahrungsstoffe gelöst enthält, wird von den oberflächlichen Zellen der Wurzelrinde aufgenommen, es tritt aus diesen sogleich in das Holz der Wurzel über und steigt nun im Holze durch den Stamm und die Aeste in die Höhe, bis es zu den Blättern gelangt. In diesen wird dem Nahrungssaft durch die aufgenommene Kohlensäure die nothwendige Quantität Kohlenstoff zugeführt und werden die Nahrungsstoffe unter dem Einfluss des Lichtes in ihre organischen Verbindungen umgewandelt. Der so organisirte Nahrungssaft tritt nun aus den Blättern allmälig durch Gefässbündel und Zellen wandernd in diejenigen Theile der Pflanze über, in welchen er entweder unmittelbar verbraucht, oder in welchen er (wie in den Wurzelknollen, Zwiebeln, Früchten) aufgespeichert wird, um später den Verbrauchsorten zugeführt zu werden. Die Bewegung des organisirten Nahrungssaftes hat daher eine sehr verschiedene Richtung: sehr häufig geht sie absteigend, zu den Wurzeltheilen, oft aber auch, je nach der Lage der Verbrauchs- und Reserveorte, aufsteigend oder horizontal. Die Eiweissstoffe und Fette bewegen sich hauptsächlich in den Gefässbündeln, die Kohlenhydrate und Pflanzensäuren dagegen in den Parenchymzellen.

Das Aufsteigen des rohen Nahrungssaftes von der Wurzel bis zu den grünen Organen wird lediglich durch mechanische Kräfte vermittelt. Durch Endosmose und Imbibition füllen sich zunächst die Zellen der Wurzel, die von dieser aufgenommene Flüssigkeit wird nun durch die Capillarattraction der Zellen des Stammes weiter gefördert, und von hier aus erhält dieselbe die Richtung nach den grünen Theilen durch die an der Oberfläche der letzteren stattfindende Wasserverdunstung. Auf ähnlichen Gesetzen beruht ohne Zweifel das Zurückfliessen des organisirten Nahrungssaftes nach den Aufbewahrungs- und Verbrauchsorten. Dass die Eiweissstoffe und Fette den Weg durch die siebförmig durchlöcherten Gefässbündel einschlagen, beruht auf ihrem Unvermögen, Zellenmembranen endosmotisch zu durchdringen, während die löslichen Kohlenhydrate und Pflanzensäuren leicht von solchen angezogen werden, daher sie vorzugsweise durch die geschlossenen Parenchymzellen wandern.

*) Liebig, chemische Briefe, 4. Aufl. Bd. 2.

Nur von der Stärke kann dies auffallend scheinen, da dieselbe durchweg in fester Form in den Zellen vorkommt. Es ist aber nicht zu bezweifeln, dass die Stärke immer, ehe sie eine Membran durchdringt, gelöst wird, vielleicht unter Umwandlung in Glycose. Die Stärke muss also bei ihrer Wanderung mehrfach sich lösen und wieder ausscheiden. Auch dem organisirten Nahrungssaft wird seine Richtung jedenfalls durch die ansaugende Kraft gegeben, die theils von den Verbrauchsorten aus in Folge der Consumtion, theils von den Aufbewahrungsorten aus in Folge der zu starkem Wachsthum geneigten Beschaffenheit der dortigen Zellen einwirkt.

Da zur Bildung der Pflanzenbestandtheile Kohlenhydrate und Eiweissstoffe gleich erforderlich sind, so kann man die Ernährung eines Pflanzentheils aufheben, wenn nur die Zufuhr einer dieser Stoffreihen unmöglich gemacht wird. Hierauf beruht es, dass, wenn man bei dicotylen Holzpflanzen die Rinde ringförmig durchschneidet, die unterhalb des Ringes gelegenen Theile verkümmern. Bei jenen Pflanzen liegen nämlich sämmtliche Gefässbündel in der Rinde, durch den Schnitt wird also die Zufuhr der Eiweissstoffe aufgehoben. Auf diesen Versuch gestützt, hat man früher angenommen, der organisirte Nahrungssaft bewege sich sämmtlich in der Rinde abwärts, während der rohe Nahrungssaft im Holze aufsteige. Diese Hypothese ist unrichtig, wie schon daraus hervorgeht, dass die Zellen des Holzes Kohlenhydrate führen. Ausserdem aber enthalten in Pflanzen mit Milchsaftgefässen oder mit Gefässbündeln innerhalb des Markes diese stets Eiweisskörper in reichlicher Menge.

Von den oben namhaft gemachten Kräften der Saftbewegung in der Pflanze sind zwei einer ungefähren Messung zugänglich, die Wurzelkraft und die Verdunstungskraft. Durchschneidet man eine Pflanze dicht oberhalb der Wurzel, und stellt die Wurzel in Wasser, so erhält man in der aus dem Durchschnitt austretenden Wassermenge ein annäherndes Maass für die Wurzelkraft. Stellt man dagegen einen abgeschnittenen Zweig mit dem Durchschnittsende in ein Wassergefäss, welches mit einem Manometer communicirt, so erhält man in dem Niveauunterschied der Quecksilbersäure des Manometers ein Maass für die bewegende Kraft der Verdunstung *).

§. 46. Die Pflanze ein Reductionsorganismus.

Da die Pflanze bei ihrer Ernährung die aufgenommene Kohlensäure und einen Theil des aufgenommenen Wassers in ihre Bestandtheile zersetzt, um sämmtlichen dabei frei gewordenen Kohlenstoff und Wasserstoff zurückzubehalten, einen Theil des frei gewordenen Sauerstoffs aber nach aussen abzugeben, und da zudem die Menge des aus der Atmospäre aufgenommenen Sauerstoffs weit geringer ist als diese ausgeschiedene Sauerstoffmenge, so ist man berechtigt die Pflanze im Ganzen als einen **Reductionsorganismus** zu bezeichnen. Sie wandelt die sauer-

*) **Sachs**, Experimentalphysiologie der Pflanze. Leipzig 1865.

stoffreicheren Verbindungen Kohlensäure und Wasser in sauerstoffärmere um und scheidet als das Product dieser Reduction freien Sauerstoff aus. Da die Pflanze ferner bei ihrer Ernährung aus den einfach zusammengesetzten unorganischen Verbindungen, vorzüglich Kohlensäure, Wasser und Ammoniak, die sehr zusammengesetzten organischen Verbindungen erzeugt, so beruht der Chemismus ihrer Ernährung wesentlich auf einer Synthese. Doch bezeichnen Reduction und Synthese nur den allgemeinen Verlauf der pflanzlichen Ernährungsthätigkeit, in welcher, wie uns der Chemismus der Zelle gelehrt hat (§. 35), im Einzelnen ebenso gut Oxydationen und analytische Vorgänge eine Rolle spielen.

B. Die Ernährung der Thiere.

§. 47. Uebergang der durch die Pflanze bereiteten Nahrungsstoffe in den Thierkörper.

Das Thier besteht gleich der Pflanze aus verbrennlichen und aus feuerbeständigen Verbindungen. Beide werden im Verlauf der Ernährung fortan aufgenommen und wieder ausgeschieden. Die feuerbeständigen Stoffe erfahren ähnlich wie in der Pflanze geringere Veränderungen: viele derselben erscheinen in den Ausscheidungen in derselben Form wieder, in der sie aufgenommen wurden. Dagegen erleiden auch hier die verbrennlichen oder eigentlich organischen Substanzen sehr bedeutende Metamorphosen. Diese Metamorphosen sind aber im Allgemeinen anderer Art als die Stoffmetamorphosen in der Pflanze. Das Thier entnimmt nämlich die Stoffe, aus welchen es seinen Leib zusammensetzt, nicht unmittelbar der unorganischen Natur, sondern den Pflanzen, in welchen die Elemente der unorganischen Verbindungen bereits zu organischen Verbindungen zusammengetreten sind. Das Thier vermag nicht unmittelbar aus Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und Salzen seine Gewebe zu bilden, sondern es setzt sie aus den Kohlenhydraten, Fetten und Albuminaten zusammen, aus welchen die pflanzlichen Gewebe bestehen, und welche in wenig veränderter Form zu Gewebsbestandtheilen des Thieres werden.

Zunächst entnehmen die pflanzenfressenden Thiere der Pflanze die gewebebildenden Stoffe, aus jenen gehen sie dann in den Leib der fleischfressenden Thiere über. Auch die Bestandtheile der Thiere stammen also in letzter Instanz aus der Atmosphäre und aus dem Boden. Denn das Thier assimilirt nichts was nicht vorher die Pflanze assimilirt hätte, und die Pflanze ist vollständig aus Bestandtheilen der Atmosphäre und des Bodens zusammengesetzt.

Die chemischen Verbindungen, welche den Körper der Pflanzen und der Thiere bilden, sind entweder identisch oder einander in hohem Grad

ähnlich. So sind die Albuminate, der Zucker, einige Fette, einige stickstofffreie Säuren in beiden organischen Reichen von wesentlich gleicher Zusammensetzung, andere Körper, namentlich die organischen Basen, sind wenigstens in beiden von ähnlicher Zusammensetzung. Ausserdem enthält die Pflanze weit mehr Stoffe, die im Thierreich gar nicht vorkommen, als das Thier Stoffe enthält, die im Pflanzenreich nicht vertreten sind, und die Stoffe letzterer Art gehören sämmtlich dem normalen Zersetzungsprocess der thierischen Gewebe an. So kommen einige der wichtigsten Pflanzenbestandtheile, die Cellulose, die Stärke, viele stickstofffreie Säuren, die ätherischen Oele, die Pflanzenbasen, nicht in dem Thierkörper vor. Von den Thierbestandtheilen sind es hauptsächlich Auswurfsstoffe oder ihnen nahestehende Körper, die der Pflanze fehlen, wie Harnstoff, Kreatin, Harnsäure, die Gallensäuren u. s. w. Daraus folgt, dass das Thier seine eigentlich gewebebildenden Bestandtheile unmittelbar und wahrscheinlich ohne wesentliche Metamorphose der Pflanze entnimmt. Die Fähigkeit aus irgend andern Verbindungen, welche die gleichen Grundstoffe enthalten, jene Bestandtheile zusammenzusetzen geht dem Thier ab. Seine Ernährung stockt daher, sobald die Bezugsquelle von der Pflanze direct oder indirect unterbrochen wird.

Finden sich aber auch nahezu die sämmtlichen Bestandtheile des Thierleibes vorgebildet in der Pflanze, so sind sie doch einerseits in dieser in ganz andern Mengeverhältnissen als in irgend einem thierischen Gewebe enthalten, und anderseits geht dem Thiere keineswegs die Fähigkeit ganz ab, die gewebebildenden Stoffe der Pflanze bis zu einem gewissen Grade zu verändern, um sie zu seiner eigenen Gewebebildung fähig zu machen.

Rücksichtlich der Mengeverhältnisse, in welchen das Thier die gewebebildenden Pflanzenbestandtheile assimilirt, verhält dasselbe sich ähnlich der Pflanze, die gleichfalls zunächst mit ihren aufnehmenden Organen, den grünen Theilen und den Wurzeln, eine gewisse Auswahl trifft und endlich auch noch in jedem einzelnen Elementartheil diese Auswahl wiederholt, da jeder Ernährungsprocess, je nachdem er in den Zellen und Gefässen des Stammes, der Blätter oder der Wurzeln vor sich geht, verschiedene Producte liefert. Auch in dem Thier findet sich diese doppelte Auswahl der zur Ernährung dargebotenen und tauglichen Stoffe: zunächst eine Auswahl durch die Aufnahmsorgane und sodann noch eine besondere Auswahl durch die Elementartheile der einzelnen Gewebe und Organe. Durch die Aufnahmsorgane, nämlich die resorbirenden Blut-, Chylus- und Lymphgefässe nebst den zugehörigen Drüsen, wird eine an den verschiedensten Stellen fast völlig gleichartige Ernährungsflüssigkeit hergestellt, das Blut. Das Blut entspricht dem organisirten Nahrungssaft der Pflanze, der sich von den grünen Theilen aus in die verschiedenen Organe bewegt, es unterscheidet sich

von demselben wesentlich darin, dass es bei den meisten, namentlich bei allen höheren, Thieren selbst organisirte Elemente, Zellen, enthält, die sich in und mit dem Nahrungssafte bewegen, und die in concentrirter Form die hauptsächlichsten Nahrungsstoffe des Thierkörpers enthalten. Die Blutzellen sind auf dem Weg durch die Blut-, Chylus- und Lymphdrüsen entstanden: diese Drüsen haben die Function aus dem rohen Nahrungssaft, der in sie eindringt, eine Flüssigkeit mit organisirten Elementen zu schaffen.

Die Blutzelle besteht aus Albumin- und Farbstoffen (Hämoglobin), fettähnlichen Substanzen (Protagon, Fett), von Salzen führt sie überwiegend Chlorkalium und phosphorsaures Kali. Die Blutflüssigkeit enthält nur eine kleine Menge gelöster Albuminate (Kalialbuminat, Eiweiss und Faserstoff), unter den Salzen überwiegt das Chlornatrium und das phosphorsaure Natron. In geringerer Menge kommen den Blutzellen und der Blutflüssigkeit gemeinsam zu das schwefelsaure Kali, die phosphorsaure Kalk- und Bittererde. Ausserdem enthält die Blutflüssigkeit in sehr kleinen Quantitäten einige Bestandtheile der Secrete, wie Harnstoff, Kreatin, Kreatinin. Aus dieser Zusammensetzung der Blutzellen einerseits, der Blutflüssigkeit anderseits ergibt sich, dass die organisirten Elemente, die Zellen es sind, aus welchen vorwiegend die Gewebe und Organe sich ernähren, während die Blutflüssigkeit im Gegentheil hauptsächlich die bereits zersetzten Gewebsbestandtheile führt.

Es folgt dies nämlich 1) aus dem grösseren Albuminatgehalt der Blutzellen, 2) aus ihrem Salzgehalt gegenüber dem Salzgehalt der Blutflüssigkeit: die Blutzellen enthalten in überwiegender Menge phorphorsaure Salze und Kalisalze, die Blutflüssigkeit Chlorsalze und Natronsalze, und es stimmt die Substanz der Gewebe in Bezug auf ihren Salzgehalt mit der Zusammensetzung der Blutzellen überein, während die Excretionsflüssigkeiten der Zusammensetzung der Blutflüssigkeit folgen, 3) endlich aus der Thatsache, dass die organischen Excretionsstoffe, wie der Harnstoff, ausschliesslich in der Blutflüssigkeit vorkommen.

Von den durch die Pflanze erzeugten organischen Stoffen gehen alle diejenigen nicht in die normale Zusammensetzung des Blutes ein, die für den Aufbau der thierischen Gewebe nicht verwendbar sind, sei es dass sie gar nicht in das Blut aufgenommen werden können, wie die Cellulose, oder dass sie noch vor ihrer Aufnahme verändert werden, wie das schon im Darm in Zucker übergehende Stärkmehl; andere Stoffe gehen wegen ihrer raschen Diffussionsfähigkeit zwar in das Blut über, werden aber aus diesem entweder schnell wieder ausgeschieden, wie die ätherischen Oele, oder rasch umgewandelt, wie die Pflanzensäuren, die zunächst an freie Alkalien gebunden werden und dann in kohlensaure Alkalien übergehen.

Von den sämmtlichen Bestandtheilen der Pflanze sind es daher allein die Fette, die Kohlenhydrate, die Albuminnate und gewisse unorganische Salze, die für den Wiederersatz der Blutbestandtheile un-

erlässlich sind. Diese vier Gruppen von Stoffen enthält daher auch das Blut als normale Bestandtheile. Indem nun diese Bestandtheile in Berührung treten mit den einzelnen Geweben und Organen, geschieht durch letztere aus der fast constant zusammengesetzten Ernährungsflüssigkeit eine zweite Auswahl von Nahrungsstoffen, bei welcher jedes Gewebe die ihm homogenen Bestandtheile anzieht und assimilirt. Das Blut verändert sich daher in seiner Zusammensetzung, indem es sich durch die Gewebe und Organe des Körpers bewegt und an dieselben theils Stoffe abgibt theils aus ihnen Stoffe aufnimmt. Man bezeichnet allgemein die in die Organe strömende Ernährungsflüssigkeit als arterielles Blut, die aus den Organen tretende Ernährungsflüssigkeit als venöses Blut. Bei weitem in den meisten Geweben wird das Blut eines Theils seiner ernährenden Bestandtheile beraubt und führt dafür Zersetzungsproducte der Gewebe aus. Im Allgemeinen ist daher das arterielle Blut an Ernährungsstoffen, das venöse Blut an Zersetzungsstoffen reicher. Von dem Gehalt an einem der wichtigsten Ernährungsstoffe, an Sauerstoff, rührt die hellrothe Farbe des Arterienblutes, von dem Gehalt an einem der wichtigsten Zersetzungsstoffe, der Kohlensäure, die dunkelrothe Farbe des Venenblutes her. Eine Ausnahmsstellung nehmen gegenüber den andern Organen die Lungen ein, da in den Lungen das Blut Kohlensäure verliert und mit Sauerstoff geladen wird. Das in die Lungen strömende Arterienblut, welches aus sämmtlichen Venen unter Beimengung des aus dem Darm kommenden Chylus sich sammelt, ist daher dunkelroth, das aus den Lungen tretende Venenblut, welches dann vom Herzen als Arterienblut in alle Körperorgane getrieben wird, ist hellroth. Eine Ausnahmsstellung ähnlicher Art kommt der Leber zu, indem auch der grösste Theil des in sie eintretenden Blutes Venenblut ist, das aus andern Organen abfliesst; das aus ihr ausströmende Blut aber gelangt dann erst in die Lungen, um in denselben gleich dem übrigen Blut der Körpervenen in das hellrothe Blut der Körperarterien umgewandelt zu werden.

Als eigentlich gewebebildende Stoffe lassen sich von den drei Gruppen organischer Körper, die im Blute vorkommen, nur die Albuminate und Fette bezeichnen. Die Kohlenhydrate, durch das Glycogen und die Zuckerarten vertreten, sind jedensfalls nicht an der Gewebebildung betheiligt. Dagegen sind bestimmte anorganische Stoffe, namentlich die phosphorsauren Erden und Alkalien, der kohlensaure Kalk, die Chloralkalien und das Eisen, zu den gewebebildenden Stoffen zu rechnen.

Ueber die besonderen Unterschiede des arteriellen und venösen Blutes, sowie über die Veränderungen desselben in Lunge, Leber u. s. w. vergl. die spec. Physiologie des Blutes.

§. 48. Metamorphosen der Nahrungsstoffe im Thierkörper.

Sowohl bei der ersten Auswahl der Nahrungsstoffe durch das Blut wie bei der zweiten Auswahl durch die einzelnen Gewebe erfahren die

der Pflanze entnommenen Stoffe im Thierleibe bestimmte Metamorphosen.

Die Fette, welche die Pflanze enthält, gehen im Blute sogleich in die drei thierischen Fette, Palmitin, Stearin und Olein, über, sofern sie nicht schon in der Pflanze als diese Fette enthalten sind. Diese drei Fette werden theils an verschiedenen Stellen des Körpers abgelagert, theils nehmen sie im Blute, unmittelbar oder nachdem sie aus ihren Ablagerungen wieder resorbirt worden sind, reichlich Sauerstoff auf und verbrennen dadurch vollständig zu Kohlensäure und Wasser.

Von den Kohlenhydraten der Pflanze kann das Thier das Stärkmehl, den Traubenzucker und Rohrzucker, vielleicht in sehr geringer Menge auch die Cellulose aufnehmen. Von ihnen geht aber nur der Traubenzucker unverändert in das Blut über, die andern werden noch vor dem Uebertritt ins Blut in Traubenzucker umgewandelt. Ein Theil des im Blut enthaltenen Zuckers geht wahrscheinlich schon im Blute selbst, ein anderer erst nach seiner Aufnahme in die Gewebe unter Sauerstoffaufnahme in die Oxydationsproducte der Kohlenhydrate, Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure, namentlich aber in Milchsäure über, bis er endlich unter fortgesetzter Sauerstoffaufnahme in Kohlensäure und Wasser als seine Endproducte zerfällt. Dass vielleicht ausserdem eine Fettbildung aus Kohlenhydraten im Thierkörper stattfindet, haben wir früher (in §. 35) erwähnt.

Die verschiedenen Albuminate, welche das Thier der Pflanze entnimmt, können im Thierleibe leicht in einander übergehen. Zunächst werden alle bei der Ernährung zur Verwendung kommenden Albuminate in die Eiweisskörper der Blutzellen oder der Blutflüssigkeit umgewandelt. Aus diesen nehmen dann die verschiedenen Eiweisskörper und ihre Derivate, leimgebende, elastische und Hornsubstanz, welche die einzelnen Gewebe zusammensetzen, ihren Ursprung. Hierbei erfahren die aufgenommenen Albuminate nachweislich im Gewebe selbst erst die hauptsächlichsten Veränderungen. Die jugendlichen Zustände des Gewebes (z. B. die jüngsten Schichten der Oberhautzellen, das Schleimgewebe unter den Bindesubstanzen) stehen immer in Bezug auf ihre chemische und physikalische Beschaffenheit dem eigentlichen Albumin noch näher.

Schon die Umwandlung, welche die Eiweisskörper beim Uebergang in ihre gewebebildenden Derivate erfahren, besteht hauptsächlich in einer schwachen Oxydation. Die ganze Zersetzung der Gewebe aber, wobei sie schliesslich die stickstoffhaltigen Excretionsstoffe liefern, beruht auf einer fortschreitenden Verbrennung.

Die Excretionsstoffe, welche auf diese Weise entstehen, wie das Glycin, Kreatin, der Harnstoff, die Harnsäure, sind jedoch nicht bloss verhältnissmässig reich an Sauerstoff, sondern sie besitzen auch im Vergleich mit ihrem Kohlenstoff und Wasserstoff einen hohen Stickstoffgehalt. Hieraus folgt, dass nicht aller Kohlenstoff und Wasserstoff der

Eiweisskörper in den stickstoffhaltigen Zersetzungsproducten des Thierleibes enthalten sein kann, sondern dass ein beträchtlicher Theil desselben in stickstofffreie Verbindungen übergeht, dass also bei der Zersetzung der Eiweisskörper neben der Oxydation Spaltungen in stickstoffhaltige und stickstofffreie Paarlinge eintreten. In allen albuminreichen Organen, wie in den Drüsen, Muskeln und Nervencentralorganen sehen wir in der That neben stickstoffhaltigen Oxydationsproducten (Leucin, Tyrosin, Glycin, Kreatin u. s. w.) stickstofffreie Körper auftreten. So entstehen in den Muskeln Zucker und Milchsäure, im Gehirn Fettsäure und Glycerinphosphorsäure, in der Leber Glykogen und Cholalsäure u. s. w. Die stickstofffreien Spaltungsproducte verbrennen schliesslich in Kohlensäure und Wasser, insofern sie nicht schon auf einer früheren Oxydationsstufe aus dem Körper entfernt werden. Die stickstoffhaltigen Spaltungsproducte dagegen haben die Neigung sich noch weiter unter Sauerstoffaufnahme in stickstoffhaltige und stickstofffreie Paarlinge zu trennen. Der letzte stickstoffhaltige Paarling, der dabei immer entsteht, und der nicht mehr weiter zersetzt werden kann, ist das Ammoniak, die letzten stickstofffreien Spaltungsproducte aber sind wieder Kohlensäure und Wasser.

Von den drei organischen Nahrungsstoffen der Thiere, den Fetten, Kohlenhydraten und Albuminaten, erfahren nach Obigem die Fette die geringste Metamorphose: abgesehen von der Umwandlung einzelner Pflanzenfette in thierisches Fett und verschiedener Fettsubstanzen des Thierleibes in einander, können dieselben nur unter Sauerstoffaufnahme aus der Luft einen Oxydationsprocess eingehen, durch den sie zu Kohlensäure und Wasser verbrennen. Schon beträchtlicher sind die Veränderungen, welche die Kohlenhydrate erfahren können: sie wandeln sich nicht nur in andere Körper derselben Reihe um, sondern gehen auch durch Sauerstoffaufnahme in stickstofffreie Säuren, wie die Milchsäure, ferner vielleicht durch einen aus Oxydation und Reduction gemischten Process in Fette über. Am meisten Veränderungen aber erleiden endlich die Albuminate: der eine Eiweisskörper metamorphosirt sich in den andern, aus den Eiweisskörpern entstehen ihre gewebebildenden Derivate, theils aus den letztern, theils aus den Eiweisskörpern selber bilden sich dann Oyxdations- und Spaltungsproducte. Auf diesem Weg der Oxydation und Spaltung entstehen auf der einen Seite stickstofffreie Säuren, Fette, Kohlenhydrate, auf der andern Seite stickstoffhaltige Säuren und Basen. Ausserdem aber haben die Eiweisskörper für alle Metamorphosen des Stoffs im Thierleibe dadurch eine grosse Bedeutung, dass aus ihnen Fermentsubstanzen der Verdauungssecrete und der Ernährungssäfte hervorgehen. Unter der Mitwirkung dieser Fermente geschehen wahrscheinlich die meisten Umwandlungen der Fette, der Kohlenhydrate, sowie der Eiweisskörper selbst und ihrer Spaltungsproducte.

§. 49. Das Thier ein Oxydationsorganismus.

Der Stoffwechsel im Thierleibe erweist sich im Ganzen betrachtet als ein grossartiger Oxydationsprocess. Die Zersetzungsproducte, welche der Thierkörper aus den Fetten, Kohlenhydraten und Albuminaten erzeugt, sind durchweg sauerstoffreicher als diese Stoffe selber. Aber im Einzelnen laufen neben der Oxydation sowohl einfache Spaltungen als sogar Reductionsprocesse einher. Die Endproducte, in welche in Folge dieser Processe die stickstofffreien Verbindungen des Thierleibes schliesslich zerfallen, sind Kohlensäure und Wasser, die Endproducte der stickstoffhaltigen Bestandtheile sind Kohlensäure, Wasser und Ammoniak oder solche Stoffe, die sehr leicht in diese drei Verbindungen übergehen. Kohlensäure, Wasser und Ammoniak, dieselben Stoffe, aus welchen die Pflanze ihre organischen Bestandtheile aufbaut, sind also die Endglieder der thierischen Stoffmetamorphose.

Als ein wesentlicher, wenn auch an Menge zurücktretender Bestandtheil der Albuminate ist hier noch der Schwefel zu erwähnen. Dieser wird im Lauf des Stoffwechsels oxydirt in Schwefelsäure, die in der Gestalt schwefelsaurer Salze den Organismus verlässt. Es ist dies der wesentliche Punkt, in welchem der Gehalt der Ausscheidungen an unorganischen Salzen abweicht von dem Gehalt der Nahrungsstoffe. Die Ausscheidungen zeigen einen Mehrgehalt an Schwefelsäure, der organischen Ursprungs ist, von der Oxydation der Albuminate herstammt.

Im normalen Zustand des Organismus wird die gesammte Menge des Stickstoffs nicht in der Form von Ammoniak ausgeschieden, sondern in Form von Verbindungen, die noch Kohlenstoff enthalten, die aber leicht entweder in Kohlensäure, Wasser und Ammoniak oder in Kohlensäure und Ammoniak zerfallen. Solche Verbindungen sind namentlich die Harnsäure, der Harnstoff, sodann in geringeren Quantitäten Kreatin und Kreatinin, die Gallensäuren, die Farbstoffe des Harns und der Galle. Alle diese Stoffe gehen jedoch schon bei der normalen Zersetzung der Excrete ausserhalb des Organismus meist unter Sauerstoffaufnahme in Kohlensäure, Wasser und Ammoniak (oder Salpetersäure) über.

§. 50. Der Kreislauf der Stoffe im Pflanzen- und Thierreich.

Ein vergleichender Blick auf die allgemeinen Gesetze der Ernährung der Pflanzen und Thiere zeigt, dass die Ernährungsprocesse in beiden Reihen von Organismen rücksichtlich ihres allgemeinen Verlaufes wesentlich verschieden sind, dass aber eben wegen dieser Verschiedenheit beide Ernährungsprocesse innig mit einander zusammenhängen. Die Pflanze ist ein Reductionsorganismus. Aus den einfachen Verbindungen Kohlensäure, Wasser, Ammoniak (Salpetersäure) und aus einigen Salzen erzeugt sie unter vorwiegender Sauerstoffausscheidung ihre sämmtlichen Bestandtheile. Die wichtigsten dieser Bestandtheile,

einige Kohlenhydrate, die Fette und die Albuminate, dienen dem Thier zur Ernährung. Aus ihnen baut es zunächst seine Gewebe auf. Es zersetzt dann aber fortan diese Gewebe, indem es bei der Respiration Sauerstoff aufnimmt. Das Thier ist ein Oxydationsorganismus, und die Endproducte, welche aus der Oxydation seiner Gewebe hervorgehen, sind Kohlensäure, Wasser, Ammoniak und unorganische Salze, die nämlichen Stoffe, welche der Pflanze zur Nahrung dienen. Die Zersetzungsproducte des Thierleibes bilden die Nahrungsmittel der Pflanze. Das Thier aber kann nur mittelst derjenigen chemischen Verbindungen sein Leben fristen, welche durch die Pflanzen bereits organisirt sind.

Hieraus ergibt sich ein allgemeiner Kreislauf der Stoffe zwischen dem Pflanzen- und Thierreich. Beide Reiche der organischen Natur sind auf einander angewiesen. Die Pflanze assimilirt und organisirt die anorganischen Verbindungen, das Thier gibt seine organischen Bestandtheile wieder in anorganischer Form der Pflanze zurück.

Man bezeichnet die Umwandlung der Stoffe von den anorganischen Verbindungen an bis zu den complicirt zusammengesetzten organischen Verbindungen als progressive Stoffmetamorphose, die Umwandlung von diesen organischen Verbindungen wieder rückwärts in die anorganischen Verbindungen als regressive Stoffmetamorphose. Der Pflanze fällt wesentlich die progressive, dem Thier die regressive Metamorphose des Stoffs zu.

Es liegt im Begriff der Worte progressiv und regressiv, dass nur die höchsten Stufen der progressiven Stoffmetamorphose ausschliesslich als Producte dieser und nicht zugleich als Producte der regressiven Metamorphose vorkommen können. Diese höchsten Stufen sind die Albuminate. Von den übrigen organischen Bestandtheilen der Pflanzen und Thiere kann oft derselbe Körper der progressiven und der regressiven Metamorphose angehören. So ist z. B. der Traubenzucker von der Pflanze aus Kohlensäure und Wasser erzeugt progressiv, derselbe Zucker im Thier aus einer Spaltung von Albuminaten hervorgegangen, wäre regressiv. Ebenso verhält es sich mit den Fetten. Von den pflanzlichen Alkaloiden ist es zweifelhaft, ob man sie einer progressiven oder einer regressiven Metamorphose zurechnen soll, oder ob unter ihnen nicht Repräsentanten beider Metamorphosen vorkommen. In der Pflanze laufen entschieden progressive und regressive Metamorphose neben einander. In dem Thiere ist nur in beschränktem Grade eine progressive Metamorphose nachzuweisen: sie besteht hier theils in der überdies noch zweifelhaften Umwandlung von Kohlenhydraten in Fette, theils in den geringgradigen Veränderungen progressiver Richtung, die bei der Assimilation der Eiweisskörper und Fette vorkommen können.

2. Die Wechselwirkung der Kräfte im Pflanzen- und Thierkörper.

§. 51. Das allgemeine Gesetz der Erhaltung der Kraft.

In jeder chemischen Verbindung halten die einzelnen Elemente mit einer gewissen Kraft zusammen. Diese Kraft äussert sich in dem Widerstreben, das sich einer Trennung der Verbindung entgegensetzt. Die verbundenen Elemente haben nur eine geringe Tendenz mit andern Elementen Verbindungen einzugehen. Wenn nun aber eine Trennung der Verbindung durch äussere Einflüsse erfolgt, so wird dadurch die den einzelnen Elementen innewohnende Tendenz zur chemischen Verbindung vergrössert. Der Sauerstoff der Kohlensäure besitzt z. B. eine viel geringere Neigung sich mit einem oxydabeln Körper zu verbinden als der freie Sauerstoff; der Wasserstoff des Ammoniaks verbrennt schwer, der freie Wasserstoff leicht in zugeführtem Sauerstoff. Wir können es daher als ein allgemeines Gesetz aussprechen, dass *die Tendenz der Elemente chemische Verbindungen einzugehen grösser ist, wenn die Elemente im unverbundenen Zustande sich befinden.* Die gebundenen Elemente besitzen ferner eine um so grössere Tendenz andere Verbindungen einzugehen, in je loseren Verbindungen sie sich befinden, daher z. B. das lose gebundene zweite Sauerstoffatom des Wasserstoffsuperoxyds viel leichter abgegeben wird, um andere Verbindungen einzugehen, als das erste Sauerstoffatom.

Man bezeichnet solche Kräfte, die nur als Tendenz zur Bewegung vorhanden sind, als *Spannkräfte* oder *potentielle* Kräfte, solche Kräfte hingegen, die wirklich in einer Bewegung sich äussern, als *lebendige* oder *actuelle* Kräfte.

Die Tendenz zur Verbindung, die ein chemisches Element besitzt, ist sonach eine Spannkraft und zwar eine Spannkraft von wechselnder Grösse, je nachdem das Element im freien oder gebundenen Zustand, in loserer oder stabilerer Verbindung befindlich ist. Ein Element, das aus einer Verbindung ausgeschieden wurde, hat an Tendenz sich zu verbinden, an chemischer Spannkraft zugenommen, während ein Element, das aus dem freien Zustand in eine Verbindung eingetreten ist, hiedurch an Tendenz sich zu verbinden, an chemischer Spannkraft verloren hat. Bei jeder chemischen Trennung muss Spannkraft entstehen, bei jeder chemischen Verbindung Spannkraft verschwinden. Beim Uebertritt von Elementen aus einer festern in eine losere Verbindung muss gleichfalls Spannkraft erzeugt werden, beim Uebertritt aus einer loseren in eine festere Verbindung muss Spannkraft zu Grunde gehen.

Die Trennung oder die Vereinigung der Elemente, welche bei dem

Zerfall oder beim Entstehen chemischer Verbindungen eintreten, sind Bewegungen der Elemente. Bei jeder Zersetzung und bei jeder Verbindung sind also Bewegungskräfte, d. h. lebendige oder actuelle Kräfte, wirksam. Wenn sich Elemente verbinden, so geschieht dies offenbar dadurch, dass ein Theil jener Kraft, die zuvor bloss als Tendenz zur chemischen Verbindung existirte, in wirkliche Bewegungskraft umschlägt, welche die Elemente zu einander führt, d. h.: bei jedem chemischen Verbindungsact geht ein Theil der Spannkräfte, die in den unverbundenen Elementen vorhanden waren, in lebendige Kräfte über. Diesen in lebendige Kraft übergegangenen Theil der Spannkraft hat die Verbindung verloren, d. h. das Verbindungsbestreben ist nach dem Eingehen der Verbindung genau um so viel geringer geworden, als es durch das Zusammentreten der sich anziehenden Elemente befriedigt wurde. Umgekehrt verhält es sich, wenn eine Verbindung zersetzt wird, wenn ihre Elemente aus einander treten. Um die Elemente auseinander zu reissen, wird lebendige Kraft verbraucht, und zwar diesmal offenbar genau so viel, als die getrennten Elemente an Spannkraft zunehmen, denn das Verbindungsbestreben der Elemente muss eben um so viel grösser geworden sein, als auf die Trennung der bestandenen Verbindung an Kraft verwandt worden ist. Die bewegende Kraft aber, die zur Trennung der Elemente von einander erforderlich ist, muss denselben von aussen zugeführt werden, denn in den Elementen selbst ist bloss ein Verbindungsbestreben, zur Trennung können sie nur durch aussenstehende Kräfte gezwungen werden. Hieraus folgt, dass bei jeder chemischen Verbindung lebendige Kraft frei wird, und dass bei jeder chemischen Zersetzung lebendige Kraft gebunden wird, und zwar beträgt im ersten Fall die Summe der frei werdenden lebendigen Kraft eben so viel, als Spannkraft bei der Verbindung verloren geht, im zweiten Fall die Summe der verschwindenden lebendigen Kraft genau so viel, als Spannkraft gewonnen wird.

Bei allen chemischen Verbindungen und Zersetzungen ist daher weder die Summe der lebendigen Kräfte noch die Summe der Spannkräfte constant; dagegen kann die Summe der lebendigen und Spannkräfte zusammengenommen niemals eine Aenderung erfahren. Was an lebendiger Kraft verloren wird, kommt als Spannkraft zum Vorschein, und was an Spannkraft verloren wird, kommt als lebendige Kraft zum Vorschein. Aehnlich lässt es bei allen Naturprocessen sich nachweisen, dass jeder Kräftewechsel nur in einem Uebergang von Spannkraft in lebendige Kraft und umgekehrt oder auch in einem Uebergang der einzelnen Formen lebendiger Kraft in einander besteht. Das Gesetz, dass Spannkraft und lebendige Kraft zusammengenommen immer constant bleiben, bezeichnet man als Gesetz der Erhaltung der Kraft.

Die Formen lebendiger Kraft, die wir kennen, sind: Massenbeweg-

ung, Licht und Wärme, Elektricität. Sämmtliche Formen lebendiger Kräfte haben die Neigung in eine einzige, in Wärme, überzugehen. Indem die Massenbewegung der Körper durch Reibung, Luftwiderstand verschwindet, hat sie sich in Wärme umgewandelt, indem der elektrische Strom auf seinem Weg Widerstand findet, geht er gleichfalls in Wärme über. So ist denn auch die Form der Bewegung, welche als lebendige Kraft bei der chemischen Verbindung zum Vorschein kommt, vorwiegend Wärme, zuweilen mit Lichterscheinung verbunden, und ebenso besteht die lebendige Kraft, die bei der chemischen Zersetzung verschwindet, hauptsächlich in Wärme und Licht.

Man kann sich den Unterschied von Spannkraft und lebendiger Kraft am besten an Gewichtskräften verdeutlichen. Ein Gewicht, das an einer Schnur aufgehängt ist, repräsentirt eine gewisse Spannkraft, ein Streben zu fallen, welches durch den Zug an der Schnur gemessen wird. Schneidet man die Schnur durch, so fällt das Gewicht, die Spannkraft geht in lebendige Kraft über, die sich durch die mechanische Wirkung, welche das Gewicht auf den Boden ausübt, messen lässt. Alle Spannkraft, die das Gewicht zuvor besass, hat es nun in Form von lebendiger Kraft ausgegeben. Hebt man das Gewicht wieder in die Höhe und hängt es von neuem an der Schnur auf, so hat man ihm seine frühere Spannkraft wieder gegeben. Um es aber in die Höhe zu heben, hat man eine Menge lebendiger Kraft (durch eigene Muskelanstrengung) verbraucht, die genau ebenso gross ist als die lebendige Kraft, die das Gewicht bei seinem Fall äusserte. Man hat also die frühere Spannkraft nur durch eine ihr gleiche Menge lebendiger Kraft wieder hergestellt. Beim Fall des Gewichts ist Spannkraft in lebendige Kraft, beim Aufheben des Gewichts lebendige Kraft in Spannkraft übergegangen.

Eine wichtige Ergänzung zu dem Princip der Erhaltung der Kraft bildet die Thatsache des Uebergangs der verschiedenen Formen lebendiger Kräfte in einander. Es ist bekannt, dass Wärme in mechanische Bewegung und umgekehrt mechanische Bewegung in Wärme umgewandelt werden kann. Elektricität kann durch mechanische Kraft (Reibung) und durch Wärme erzeugt werden, während eben so aus Elektricität mechanische Kraft und Wärme entstehen kann. Es zeigt sich nun, dass diese Verwandlung der Kräfte in einander in bestimmten Aequivalenten, d. h. in constanten Zahlenverhältnissen geschieht, so dass z. B. eine bestimmte Wärmequantität eine ganz bestimmte Quantität mechanischer Bewegung liefert, und dass jene selbe Quantität Wärme wieder erhalten wird, wenn man die mechanische Bewegung in sie zurückverwandelt. Es ist dies Gesetz speciell zwischen Wärme und Bewegung genauer nachgewiesen, und man bezeichnet es hier als Gesetz der Aequivalenz zwischen Wärme und Arbeit. Die Wärme, welche 1 Pfund Wasser um 1° C. erwärmt, übt dieselbe mechanische Kraft aus wie ein Gewicht von 1350 Pfunden, das 1 Fuss hoch herabfällt. Mit einer Arbeit von 1350 Fusspfunden kann man also 1 Pfund Wasser um 1° erwärmen, und mit einer Wärmemenge, die 1 Pfund Wasser um 1° erwärmen würde, kann man eine mechanische Arbeit von 1350 Fusspfunden leisten. Es verschwindet immer genau eben so viel Wärme, als mechanische Arbeit zum Vorschein kommt, oder eben so viel mechanische Arbeit, als Wärme zum Vorschein kommt. Auch die Reibung ist nur ein solches durch den Uebergang in Wärme bedingtes Verschwinden mechanischer Arbeit.

Das Gesetz von der Erhaltung der Kraft ist zuerst von J. R. Mayer klar

formulirt worden. An der weiteren Ausbildung und Anwendung dieses wichtigen Princips haben sich die hervorragendsten deutschen und englischen Physiker, unter denen namentlich Helmholtz, Clausius, Joule und W. Thomson zu nennen sind, betheiligt*).

§. 52. Anwendung des Gesetzes der Erhaltung der Kraft auf die Organismen. Muskelarbeit und Wärmebildung.

Wenn die Pflanze die unorganischen Verbindungen des Atmosphäre und des Bodens, die sie zu ihrer Ernährung bedarf, assimilirt, so müssen wir dies offenbar auf die Aeusserung einer chemischen Verwandtschaftskraft zurückführen, welche schon in der ersten keimenden Zelle und dann in allen Elementartheilen, die aus ihr entspringen, gelegen ist. Diese Verwandtschaftskraft geht aus von den chemischen Verbindungen, welche die Elementartheile der Pflanze zusammensetzen, sie ist darum verschieden nach der Beschaffenheit dieser Elementartheile: von den grünen Blättern wird die Kohlensäure der Atmosphäre aufgenommen, durch die Wurzel treten neben gelöster Kohlensäure Ammoniak und Mineralbestandtheile. Aber die Aeusserung dieser chemischen Verwandtschaftskräfte geschieht nicht unter allen Verhältnissen, sondern sie setzt bestimmte äussere Bedingungen unerlässlich voraus. Das Getreidekorn, das im Winter in den Boden gepflanzt wird, beginnt erst im Frühjahr zu keimen; Bäume und Sträucher fangen erst unter dem Einfluss der Sonne an Knospen zu treiben, und die zum Leben der Pflanze erforderliche Kohlensäureaufnahme der Blätter geht nur im Lichte vor sich. Es ist also wesentlich die Einwirkung von Wärme und Licht, durch welche die zuvor ruhende chemische Verwandtschaftskraft zur Aeusserung gebracht wird. In den Bestandtheilen der Wurzel und der Blätter selbst ist jene Verwandtschaftskraft nur als Tendenz zur Verbindung vorhanden, die wirkliche Verbindung kann erst unter dem Einfluss der äusseren Agentien der Wärme und des Lichtes geschehen, durch welchen der Kohlenstoff, Stickstoff, Wasserstoff und Sauerstoff aus den stabilen Verbindungen der Kohlensäure, des Wassers und Ammoniaks austreten, um in die weit loseren Verbindungen der Eiweisskörper, Fette, Kohlenhydrate u. s. w. einzugehen und den grössten Theil des Sauerstoffs sogar im unverbundenen Zustande frei zu geben. Nach dem allgemeinen Gesetz der Erhaltung der Kraft muss aber hierbei die Spannkraft der Elemente beträchtlich zunehmen, und

*) Mayer, die Mechanik der Wärme. (Gesammelte Abhandlungen.) Stuttgart 1867. Helmholtz, über die Erhaltung der Kraft, Berlin 1847, über die Wechselwirkung der Naturkräfte, ein populär-wissenschaftlicher Vortrag, Königsberg 1854. Tyndall, die Wärme. Deutsche Ausgabe von Helmholtz und Wiedemann. Braunschweig 1867. Wundt, med. Physik §. 11.

es muss von aussen entnommene lebendige Kraft in diese Spannkraft verwandelt werden. Die lebendige Kraft, die in der That während der Pflanzenernährung verschwindet, ist die lebendige Kraft der Sonnenwärme und des Sonnenlichts. Die Pflanze kann nur unter dem Einfluss von Wärme und Licht sich ernähren, weil Wärme und Licht ihr eine disponible lebendige Kraft bieten, durch welche die Zunahme an Spannkraft, die bei der Zersetzung ihrer primären Nahrungsstoffe eintreten muss, gedeckt, und durch welche daher diese Zersetzung selber erst möglich wird. Bei der Ernährung der Pflanze geht somit direct lebendige Kraft der Sonnenwärme und des Sonnenlichts in die chemische Spannkraft der Bestandtheile der Pflanze über. Die Pflanze ist also ein Organismus, der in grossartigem Massstabe lebendige Kraft in Spannkraft verwandelt. Das Thier consumirt die von der Pflanze erzeugten Stoffe und nimmt damit eine Menge von Spannkräften in sich auf: jene Stoffe aber zersetzen sich im Thierleibe unter steter Oxydation durch Sauerstoffaufnahme. Bei dieser Oxydation werden die in den assimilirten Stoffen ruhenden Verwandtschaftskräfte lebendig. Die auftretende lebendige Kraft aber äussert sich theils in frei werdender Wärme, theils in der von einem besondern Gewebe, dem Muskelgewebe, ausgehenden mechanischen Bewegung. Das Thier ist daher ein Organismus, der hauptsächlich chemische Spannkraft in lebendige Kräfte überführt. Aehnlich wie Pflanze und Thier in Bezug auf den Wechsel der Stoffe einander ergänzen, so ergänzen sie sich auch hinsichtlich des Wechsels der Kräfte. Aber in letzterer Beziehung ist die Ergänzung nur eine einseitige, nicht wie bei dem Stoffwechsel eine gegenseitige. Die Pflanze liefert dem Thier die nothwendige Spannkraft, die von diesem in lebendige Kraft übergeführt wird. Aber die von dem Thier verausgabte lebendige Kraft tritt nicht in derjenigen Form auf, in der sie von der Pflanze wieder in Spannkraft zurückverwandelt werden kann. Die Pflanze bedarf stets neuer lebendiger Wärme- und Lichtkraft, die sie aus den Sonnenstrahlen beziehen muss. Der ganze Kraftvorrath der organischen Welt stammt so von der lebendigen Kraft der Sonnenwärme und des Sonnenlichtes her. Die Pflanze bezieht diese Kraft direct aus den Sonnenstrahlen und verwendet sie zu ihrer Ernährung und zu ihrem Wachsthum, das Thier bezieht sie erst durch Vermittlung der Pflanzen, welche die lebendige Kraft der Sonnenstrahlen als chemische Spannkräfte in sich gesammelt haben.

Die Formen lebendiger Kräfte, die der Thierkörper nach aussen abgibt, sind Wärme und mechanische Arbeit der Muskeln. Nach der Analogie mit allen jenen Maschinen, in welchen durch chemischen Verbrauch Wärme und Bewegungskraft erzeugt werden, dürfen wir schliessen, dass es die in Folge der respiratorischen Sauerstoffaufnahme geschehende Oxydation der assimilirten Stoffe sei, aus welcher die Wärme und die bewegende Kraft entstehen, dass also im Thierkörper, ähnlich

wie in der Dampfmaschine, Wärme und Bewegung durch Verbrennung erzeugt werden. Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Kraft aber muss bei gleich bleibender Zufuhr verbrennlicher Stoffe die frei werdende Wärme einen ihr äquivalenten Verlust an mechanischer Arbeit oder die mechanische Arbeit einen äquivalenten Verlust an Wärme bedingen: denn das Quantum von Spannkraft, welches in die lebendige Kraft der Wärme übergeht, kann nicht gleichzeitig in die lebendige Kraft mechanischer Bewegung umgewandelt werden und umgekehrt.

Wir besitzen leider bis jetzt über das Verhältniss der Wärmeentwicklung und der Arbeitsleistung eines Thierkörpers zu der in ihm stattfindenden Verbrennung nur annähernde Schätzungen. Im Allgemeinen ergibt sich aber aus denselben die Richtigkeit der obigen Schlussfolgerungen. Dass sowohl gesteigerter Wärmeverbrauch wie erhöhte Arbeit eine vermehrte Zufuhr verbrennlicher Nahrungsstoffe erforderlich machen, ist eine längst bekannte Thatsache. Die Untersuchung lehrt jedoch ausserdem, dass für beide Zwecke, für Wärme und Arbeit, der Mehrverbrauch vorzugsweise auf Kosten derjenigen Nährmaterialien geschieht, die durch ihren Kohlenstoffreichthum bei der Verbrennung die grösste Wärme- oder Arbeitsmenge zu liefern vermögen. Es sind daher vorzugsweise die Fette und Kohlenhydrate, nur in viel geringerem Maasse die Eiweisskörper, deren Consumtion gesteigert wird, und dem entsprechend finden wir eine beträchtliche Zunahme der ausgeschiedenen Kohlensäure, sowie des aufgenommenen Sauerstoffgases, während die stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte der Secrete in der Regel nur wenig an Menge zunehmen (§. 132 u. 144). Diese Thatsachen sprechen für die Auffassung, dass die Eiweisskörper oder aus ihrer Umwandlung zunächst hervorgegangene stickstoffhaltige Körper vorzugsweise die Function von Fermenten besitzen, welche zur Unterhaltung des langsamen Verbrennungsprocesses in der thierischen Maschine geeignet sind. Dies schliesst übrigens nicht aus, dass sie nebenbei, wenn auch nur in untergeordnetem Maasse, durch ihre eigene Zersetzung zu der Erzeugung von Wärme und Arbeit beitragen. So werden namentlich die stickstofffreien Spaltungsproducte, die von den Eiweisskörpern herstammen, gleich den übrigen stickstofffreien Materien ihren Nutzeffect bei der Verbrennung hervorbringen.

Die Beobachtung lehrt, dass bei vermehrter Arbeitsleistung des Thierkörpers stets auch die Wärmebildung zunimmt. Auch in dieser Beziehung entspricht der thierische Organismus jenen Arbeitsmaschinen, in welchen die bewegende Kraft durch Verbrennung erzeugt wird. Denn je mehr eine Dampfmaschine leisten soll, um so stärker muss sie geheizt werden, und um so mehr Wärme geht durch Strahlung und andere Verluste verloren. Bei unsern Dampfmaschinen sind die genannten Verluste sehr beträchtlich: die wirklich producirte Arbeit beträgt hier höchstens $^1/_{10}$ des mechanischen Aequivalents der verbrannten Kohle. Im

Thierkörper beläuft sich die geleistete Arbeit unter günstigen Umständen auf etwa $^1/_5$ vom mechanischen Aequivalent des consumirten Kohlenstoffs. Der thierische Organismus ist demnach als eine unübertrefflich günstig construirte Arbeitsmaschine zu bezeichnen.

Die Summe von Spannkräften, welche eine Pflanze in der Form zusammengesetzter chemischer Verbindungen in sich aufgehäuft hat, können wir unmittelbar messen, indem wir die Pflanze verbrennen, wo eine den Spannkräften gleiche Summe lebendiger Kräfte in der Form von Wärme entsteht. Eine ebensolche Verbrennung vollzieht der thierische Organismus, indem er die pflanzlichen Nahrungsstoffe in sich aufnimmt. Wir können aber noch auf einem andern Weg zeigen, dass die Pflanze Spannkräfte ansammelt, indem wir nämlich nachweisen, dass bei ihrem Wachthum lebendige Kräfte, Wärme und Licht, verschwinden. In der That ist es eine allbekannte Erscheinung, dass auf einer Vegetationsfläche die Sonnenwärme gemildert wird. Ein Theil dieser Abkühlung ist durch die Verdunstung bedingt, ein anderer und wahrscheinlich der grössere rührt von der Absorption der Wärme- und Lichtstrahlen her. Eine unermessliche Summe lebendiger Kraft strömt in den Aetherwellen des Lichts fortwährend von der Sonne aus. Zwar ist es nur ein kleiner Theil, nach den Schätzungen Pouillet's etwa $^1/_{2\cdot300\cdot000\cdot000}$, der ganzen Leuchtkraft der Sonne, welcher unserer Erde zu gute kommt, und von diesem wird wieder nur ein verhältnissmässig sehr kleiner Bruchtheil zur Ansammlung von Spannkräften in den pflanzlichen Organismen verwendet. Nichts desto weniger unterhält dieser nicht bloss die ganze Summe von Arbeit, welche die Thiere und Menschen leisten, sowie die Arbeit der überwiegenden Zahl unserer Maschinen, sondern er hat ausserdem in der lebenden Vegetation und in den Resten der früheren, in den Kohle- und Torflagern, eine ungeheure Summe von Kraft in der Form von Spannkraft angehäuft.

Wenn wir die Pflanzen als Organismen bezeichnen, welche Spannkräfte in sich ansammeln, so ist damit natürlich nicht ausgeschlossen, dass in ihnen auch lebendige Kräfte, wenngleich in geringerem Maasse, entstehen. In der That haben wir ja bei der Betrachtung des Stoffwechsels gefunden, dass neben dem grossartigen Reductionsprocess, der die organisirende Thätigkeit der Pflanze bezeichnet, Oxydationsvorgänge, Verbrennungen der gebildeten Verbindungen, nicht fehlen, und diese Oxydationen sind selbstverständlich, wie im Thierleibe, von Wärmeentwicklung begleitet. Schon Dutrochet hat diese Wärmeentwicklung an den nicht grünen Theilen der Pflanze durch feinere thermometrische Hülfsmittel nachgewiesen, und bekannt ist, dass zusammengehäufte keimende Samen sich beträchtlich erhitzen. Ausserdem haben wir aber auch an der einzelnen Pflanzenzelle Bewegungsphänomene als Aeusserungen lebendiger Kräfte kennen gelernt (Protoplasmabewegungen, Bewegungen der Schwärmsporen und Spermatozoiden), welche nur wegen ihrer geringen Verbreitung bei den Leistungen des gesammten Pflanzenorganismus nicht weiter in Betracht fallen.

Wenn wir Wärme und Arbeit die beiden einzigen Formen lebendiger Kräfte genannt haben, welche der Thierkörper nach aussen hergibt, so ist damit nicht gesagt, dass in demselben nicht noch andere Formen frei werden können. In der That ist dies der Fall. Wir wissen, dass das gesammte Nerven- und Muskelsystem der Sitz elektromotorischer Kräfte ist, welche theils mit den mechanischen Leistungen, theils wahrscheinlich mit den psychischen Functionen in causalem Zusammenhang stehen. Aber es ist ebenso gewiss, dass ausgenommen bei den elektrischen Fischen diese elektromotorischen Kräfte nicht unmittelbar nach aussen

in irgend merklicher Weise wirksam werden, sondern dass sie stets innerhalb des Organismus noch sich in andere Kräfte, sei es chemische Zersetzung oder Wärme oder mechanische Arbeit transformiren. Der Satz, dass namentlich beim Menschen die einzigen nach aussen frei werdenden lebendigen Kräfte Wärme und Arbeit sind, bleibt daher strenge richtig. Es kommt aber lange nicht alle lebendige Kraft, die durch den Verbrennungsprocess gebildet wird, als Wärme und Arbeit zum Vorschein, sondern ein Theil der erzeugten Wärme wird zur Erwärmung der aufgenommenen Nahrung und Respirationsluft verwendet, ein anderer wird bei der Wasserverdunstung in den Lungen latent. Nach einer ungefähren Berechnung von Helmholtz betragen diese Verlustquellen, ungerechnet die Wasserverdunstung an der Hautoberfläche, nicht weniger als 22,5 Proc. der gesammten Verbrennungswärme, welche letztere man beim Menschen nach dem Verbrauch an Kohlenstoff auf mehr als 2 Millionen Wärmeeinheiten schätzen kann, wenn man die Temperaturerhöhung von 1 Grm. Wasser um 1° C. als Wärmeeinheit annimmt.

Auf die Bedeutung der stickstofffreien Nährmittel für die Wärmebildung im Thierkörper hat zuerst J. v. Liebig hingewiesen. Dabei nahm er aber an, dass jene Nährmittel ausschliesslich zur Wärmebildung verwendet würden, und dass die Muskelkräfte in der Zersetzung der stickstoffhaltigen Gewebsbestandtheile ihre Quelle hätten. Er bezeichnete daher die Fette und Kohlenhydrate als respiratorische, die Eiweisskörper dagegen als plastische Nährmittel. Diese Ansicht des berühmten Chemikers ist bis in die neuere Zeit auch bei den Physiologen im Allgemeinen die herrschende gewesen. J. R. Mayer war der Erste, der (in einer schon 1845 erschienenen Abhandlung über die organische Bewegung) auf Grund des Princips der Erhaltung der Kraft Wärme und Arbeit als die zwei einer Quelle, der Verbrennung, entstammenden Aeusserungen lebendiger Kräfte im Thierkörper darstellte. Diese Auffassung ist dann durch eine Reihe von Thatsachen, welche wir in der spec. Physiologie der Wärmebildung und des Muskelstoffwechsels kennen lernen werden, unterstützt worden. Hier wollen wir nur noch zur Erläuterung des Princips im Allgemeinen einige von Mayer aufgestellte Berechnungen beifügen. Ein Pferd consumirt in einem Tage ungefähr 1,34 Pfund Kohlenstoff. Zieht man nun allein das jedenfalls hauptsächlich in Betracht kommende Wärme- und Arbeitsäquivalent des Kohlenstoffs in Rechnung, und setzt man die Verbrennungswärme des Kohlenstoffs nach Dulong = 8558° C., die Lasterhebung aber, welche der Verbrennung von 1 Pfund entspricht, = 9,670000 Fusspfunden, nimmt man ferner an, dass die Leistung eines Arbeiters $^1/_7$ von der eines Pferdes sei, so ergibt sich, dass ein Mann, der 1,850000 Pfund 1 Fuss hoch hebt (was der normalen Leistung eines angestrengt thätigen Mannes gleichkommt) hierzu 0,19 Pfund Kohlenstoff verwenden muss. Dies beträgt für eine Arbeitsstunde (den Tag zu 8 Stunden gerechnet) 0,024 Pfund, für eine Minute 0,0004 Pfund = 3,2 Gran Kohlenstoff. Ein Mann, der sein Körpergewicht von 150 Pfund 8 Fuss hoch hebt, verbraucht dazu 1 Gran Kohlenstoff; beim Besteigen eines Berges von 10,000 Fuss Höhe verbraucht derselbe Mann 0,155 Pfund. Aus den von Soldaten und von Gefangenen umgesetzten Kohlenstoffmengen berechnet Mayer, dass die mechanische Leistung $^1/_5$ des Gesammtverbrauchs beträgt, die übrigen $^4/_5$ werden zur Wärmebildung verbraucht; ferner ist während der Ruhe die Wärmebildung nur etwa halb so gross als im thätigen Zustand. Es versteht sich von selbst, dass alle diese Berechnungen höchst appoximativ sind. Abgesehen von anderm ist die Verbrennungswärme des Wasserstoffs nicht in Rücksicht gezogen und ist die Verbrennungswärme des in den organischen Verbindungen ent-

haltenen Kohlenstoffs derjenigen des unverbundenen Kohlenstoffs gleich gesetzt*).

Eine von der hier auseinandergesetzten wesentlich verschiedene Theorie hat auf der Grundlage der Liebig'schen Anschauungen neuerdings Voit entwickelt. Nach ihm entstammen Wärmebildung und Muskelarbeit wesentlich verschiedenen Quellen, die erstere der Verbrennung der Kohlenhydrate und Fett, die letztere der Eiweisszersetzung, welche nach Voit's Annahme von dem Freiwerden elektrischer Kräfte begleitet ist. Wir werden auf diese Theorie in der spec. Physiologie zurückkommen.

Diejenige Wärme, die von einem Körper ausgestrahlt wird, bezeichnet man als dessen Eigenwärme. Um die Wärme verschiedener Thiere zu vergleichen, benützt man theils die Eigenwärme der äusseren Haut, als die am leichtesten messbare, theils die Eigenwärme des Blutes, als die von äusseren Einflüssen am wenigsten bestimmbare. Nach ihrem Verhalten den äusseren wärmeableitenden Bedingungen gegenüber zerfallen sämmtliche Thiere in die zwei grossen Classen der warmblütigen und der kaltblütigen Thiere. Bei den Warmblütern wird die Wärmeerzeugung wesentlich bestimmt durch die Wärmeableitung. Sobald sich bei ihnen der Wärmeverlust vergrössert (durch kältere äussere Temperatur, verminderten Schutz u. s. f.), so steigert sich auch die Wärmeerzeugung durch vermehrten Stoffverbrauch, und zwar in dem Maasse, dass die Eigenwärme der inneren Theile, insbesondere des Blutes, stets constant bleibt. Aus diesem Grunde nennt man die Warmblüter auch gleichwarme (homöotherme) Thiere. Bei den Kaltblütern wird die Wärmeerzeugung durch die Bedingungen der Wärmeableitung nicht wesentlich bestimmt. Zugleich ist bei ihnen die Wärmeerzeugung so gering, dass nie erheblich mehr Wärme producirt, als durch Verdunstung verausgabt wird. Die Temperatur solcher Thiere übersteigt daher immer nur wenig die Temperatur ihrer Umgebung; sie kann sogar dieser gleichkommen oder unter sie sinken, wenn dieselbe ziemlich hoch ist und eine beträchtliche Verdunstungskälte an der Oberfläche des Körpers erzeugt. Da demnach die Eigenwärme der Kaltblüter wechselt mit der äusseren Temperatur, so nennt man sie auch wechselwarme (pökilotherme) Thiere. Der Unterschied zwischen warm- und kaltblütig ist zugleich insofern bedeutungsvoll, als bei den warmblütigen oder gleichwarmen Thieren schon sehr kleine Veränderungen in der Wärme ihrer inneren Theile den Tod des Organismus zur Folge haben. Zu den Warmblütern werden die Säugethiere und Vögel, zu den Kaltblütern die Reptilien, Fische und alle Wirbellose gerechnet. Doch trifft diese Eintheilung nicht überall zu, und ist es überhaupt kaum möglich eine scharfe Grenze zwischen beiden Reihen von Organismen zu ziehen.

*) v. Liebig, Thierchemie, 3. Aufl., Braunschweig 1847. Mayer a. a. O. Helmholtz, Art. thier. Wärme in Berliner med. Encyklopädie.

Unter den warmblütigen Thieren haben die Vögel die höchste Eigenwärme (39,4—43,9° C.), eine etwas niedrigere die Säugethiere (sie schwankt zwischen 35,5 und 40,5° C.). Unter den letzteren gibt es mehrere, deren Temperatur im Winter beträchtlich sinkt, so dass sie gleichfalls nur wenig die Temperatur ihrer Umgebung übertrifft. Diese Thiere verhalten sich also in der kalten Jahreszeit gleich den Kaltblütern. Es gehören hierher die Fledermaus, der Igel, das Murmelthier, der Hamster und einige andere. Bei den Fischen und Amphibien schwankt die Temperatur zwischen einem Ueberschuss von 0,5 und 3° C. über die Temperatur der Umgebung, bei den Arthropoden beträgt dieser Ueberschuss 0,1 bis 5,8° C. Für die niederen Wirbellosen ist nach Valentin folgendes im Mittel der Ueberschuss über die umgebende Temperatur in Graden der hunderttheiligen Scala:

Cephalopoden	0,57
Uebrige Mollusken	0,46
Echinodermen	0,40
Medusen	0,27
Polypen	0,21

Die kaltblütigen Thiere verfallen bei beträchtlicher Erniedrigung der Temperatur in Winterschlaf. Auch die oben genannten Säugethiere, deren Eigenwärme im Winter bedeutend sinkt, besitzen den Winterschlaf. Nach den Beobachtungen Valentin's an winterschlafenden Murmelthieren ist das Sinken der Eigenwärme um so beträchtlicher, je tiefer der Schlaf der Thiere ist, so dass, während im Anfang des Winterschlafs der Unterschied der Eigenwärme von der äussern Temperatur noch gegen 30° C. beträgt, derselbe später bis auf 1,6° sinken kann. Diese Erniedrigung der Temperatur rührt nachweislich her von dem verminderten Verbrennungsprocess innerhalb des Thierkörpers. Sowohl die Einathmung von Sauerstoff als die Ausathmung von Kohlensäure nimmt während des Winterschlafs bedeutend ab, und zwar nimmt die Kohlensäureaushauchung noch beträchtlicher ab, als die Sauerstoffaufnahme. Die erstere wird beim Murmelthier ungefähr um das 75fache, die letztere nur um das 41fache des im wachen Zustand stattfindenden Gaswechsels verringert *).

Ueber die Temperatur verschiedener Theile des menschlichen Körpers vergl. die specielle Physiologie, über die Methoden zur Bestimmung der Eigenwärme und über die physikalischen Grundlagen der thierischen Wärmelehre überhaupt siehe die med. Physik (5. Abschn.).

3. Die Fortpflanzung der Organismen.

§. 53. Zusammenhang der Fortpflanzungsverrichtungen mit dem individuellen Stoffwechsel.

Die Fortpflanzung der Organismen steht mit den Ernährungsverrichtungen derselben im innigsten Zusammenhang. Ernährung und Fortpflanzung sind die zwei Grundfunctionen, an welche die Erhaltung

*) Gavarret, la chaleur animale, Paris 1855. Valentin, in Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre des Menschen, Bd. 1, 2 und 4.

der organischen Welt gebunden ist. Durch die Ernährung wird der Fortbestand des Einzelwesens, durch die Fortpflanzung der Fortbestand der Art gesichert. Die Ernährung besteht in einem Wechsel der Stoffe, die das Individuum zusammensetzen, die Fortpflanzung ist ein Wechsel der Individuen, aus denen die Art besteht.

Die Fortpflanzung setzt die Ernährung als Bedingung voraus. Der durch die Fortpflanzung gelieferte Keim, der sich häufig noch eine Zeit lang auf Kosten des Mutterorganismus entwickelt, wird aus Stoffen gebildet, welche dieser Mutterorganismus auf dem Weg der Ernährung sich angeeignet hat. Die Fortpflanzung bedingt daher einen Stoff- und Kraftverbrauch, welcher durch die Ernährung wieder restituirt werden muss, und durch welchen der Stoff- und Kraftverbrauch des individuellen Haushalts zu Gunsten der Art einen Abzug erleidet. Dieser Abzug ist im Allgemeinen relativ um so grösser, je beträchtlicher die Stoffconsumtion und je kleiner der anderweitige Kraftverbrauch des Organismus ist.

Je mehr Stoff ein Organismus auf dem Weg der Ernährung assimilirt und wieder verausgabt, um so beträchtlicher ist auch die in einer gegebenen Zeit durch die Fortpflanzung producirte Stoffmenge. Folgende Tabelle veranschaulicht dieses Gesetz für die verschiedenen Thierclassen:

Thierclasse.	Mittleres Verhältniss des Körpergewichts zu der jährlich durch die Fortpflanzung producirten Stoffmenge.
Vögel	100 : 104
Säugethiere	100 : 74
Arthropoden	100 : 58
Amphibien	100 : 38
Mollusken	100 : 32
Fische	100 : 23 *).

Die Thierclassen folgen in Bezug auf die relative Grösse ihrer Stoffconsumtion ungefähr in der durch die Tabelle angegebenen Reihenfolge auf einander, die Reihenfolge des Stoffverbrauchs bei der Ernährung stimmt also mit der Reihenfolge des Stoffverbrauchs für die Fortpflanzung ungefähr überein. Directere Beweismittel für das nämliche Gesetz sind: 1) die grössere Fruchtbarkeit unserer Hausthiere ihren wilden Stammeltern gegenüber und 2) die statistisch nachgewiesene Thatsache, dass nach fruchtbaren Jahren mehr Kinder geboren werden als nach einer Hungersnoth.

Der zweite wesentliche Factor ist der Kraftverbrauch für den individuellen Haushalt. Je grösser dieser ist, um so weniger wird natürlich für die Fortpflanzung erübrigt. Unter den Quellen anderweitiger Kraftconsumtion, welche die Fortpflanzungsgrösse beeinträchtigen, kommen vorzüglich folgende in Betracht:

1) Das Wachsthum. So lange ein Organismus noch im Wachsthum begriffen ist, ist er meistens zur Fortpflanzung nicht befähigt, obgleich die Stoff-

*) Leukart, Art. Zeugung, Wagner's Handwörterb. Bd. 4, S. 723.

consumtion oft bedeutender ist als im erwachsenen Zustand. Der Grund liegt hier zum Theil allerdings in der noch fehlenden Reife der Fortpflanzungsorgane, zum Theil aber jedenfalls auch in dem durch das Wachsthum geforderten Stoffverbrauch. Beim Menschen schliesst sich sogar in quantitativer Beziehung die Fortpflanzung unmittelbar an das Wachsthum an, denn die jährliche Wachsthumszunahme gegen Ende der Wachsthumsperiode beträgt ungefähr $^1/_{12}$ des Körpergewichts, und das Gewicht des während 9 Monaten entwickelten Neugeborenen ist ebenfalls nahehin $^1/_{12}$ vom Körpergewicht des Erwachsenen.

2) Die Wärmebildung. Der bedeutende Verbrauch, welchen die Wärmebildung fordert, bedingt einen merklichen Ausfall für die Fortpflanzung. Obgleich daher die kaltblütigen Thiere wegen ihrer weit geringeren Stoffconsumtion immer noch weniger Fortpflanzungsmaterial produciren als die Warmblüter, so ist doch die Menge des für die Fortpflanzung ersparten Stoffs im Verhältniss zu dem überhaupt assimilirten Stoff bei ihnen viel bedeutender. Die Daten für die genaue Nachweisung dieses Gesetzes fehlen uns, aber die Richtigkeit desselben ist schon aus der obigen Tabelle zu ersehen, in der z. B. die mittlere Menge der Fortpflanzungsstoffe beim Fisch ein Viertheil von derjenigen beim Vogel beträgt, während doch die Grösse der Stoffconsumtion bei jenem unzweifelhaft noch um ein viel beträchtlicheres geringer ist. Ein weiterer Beweis für die Bedeutung der Wärmebildung liegt in dem Einfluss des Klimas. Die Thiere der heissen Zone sind bei uns meist unfruchtbar, während unsere Hausthiere unter den Wendekreisen fast doppelt so viele Nachkommen erhalten.

3) Die Muskelarbeit. Mit zunehmender Grösse gestaltet sich das Verhältniss zwischen Bewegungskraft und Masse der Thiere immer ungünstiger. Wenn die Masse der Muskeln zunimmt entsprechend der Gewichtsgrösse der Thiere, so hat damit die relative Bewegungskraft sich verringert, weil die Bewegungskraft nur im Verhältniss des Querschnitts der Muskeln, nicht im Verhältniss des Volumens oder Gewichtes wächst. Hieraus erklärt es sich, dass die Production von Zeugungsmaterial mit der Grösse der Thiere beträchtlich abnimmt. Es verhält sich z. B. die jährliche Production von Fortpflanzungsmaterial zum Körpergewicht beim Menschen = 7 : 100, beim Schaaf = 18 : 100, beim Meerschweinchen = 200 : 100. Auf den durch die Muskelarbeit geschehenden Verbrauch muss es auch ohne Zweifel bezogen werden, dass die Production im Allgemeinen um so kleiner wird, je grössere Schwierigkeiten dem Erwerb der zur Ernährung dienlichen Stoffe sich entgegenstellen. Daher haben z. B. die Eingeweidewürmer, die parasitischen Krebse eine enorme Fortpflanzungsgrösse. Pflanzenfressende Thiere sind meist productiver als fleischfressende, offenbar weil Pflanzenkost sich leichter verschaffen lässt: so liefern z. B. körnerfressende Vögel durchweg mehr Eisubstanz als fleischfressende.

Natürlich bedingt jede andere Abzugsquelle der durch die Ernährung assimilirten Stoffe in ähnlicher Weise eine verhältnissmässig geringere Production. So ist es bemerkenswerth, dass der Mensch im Vergleich mit den meisten andern warmblütigen Thieren im Verhältniss zu seiner Stoffconsumtion eine sehr kleine Productivität besitzt. Sein jährliches Fortpflanzungsmaterial beträgt höchstenfalls $^1/_{3000}$ des jährlich consumirten Materials, während sich dasselbe z. B. bei der Katze und bei der Taube zu $^1/_{1000}$ berechnet*).

*) Diese Berechnung ist auf die Bestimmungen der Quantität elementarer

Die Fruchtbarkeit der Thierindividuen ist um so grösser, je bedeutender die Stoffmenge ist, welche der Fortpflanzung anheimfällt, und in eine je grössere Zahl einzelner Keime diese Stoffmenge sich spaltet. Das gesammte Fortpflanzungsmaterial aber spaltet sich um so mehr, je geringer die Ausbildung ist, welche der einzelne Keim bei seinem Freiwerden aus dem Mutterorganismus besitzt. Es ist daher vorzüglich die Ausbildung, welche die Keime während ihres Zusammenhangs mit dem Mutterorganismus erfahren, auf welche es neben der Gesammtmenge des für die Fortpflanzung producirten Stoffs bei der Fruchtbarkeit ankommt.

Diese Ausbildung, welche die Keime vor ihrem Freiwerden nöthig haben, oder das Mass der embryonalen Bedürfnisse der Organismen hängt theils von der Eigenthümlichkeit der Organisation, theils von dem Medium, in welchem die Thiere leben, ab. Rücksichtlich des ersteren Momentes bedürfen allgemein die warmblütigen Thiere einer weiteren Ausbildung als die kaltblütigen, da die Erhaltung der Eigenwärme schon eine ziemlich beträchtliche Entwicklung bestimmter Organe, namentlich des Gefäss- und Respirationssystems, und eine gewisse Grösse der Körpermasse voraussetzt. Bei den kaltblütigen Thieren wird daher sehr häufig schon der völlig unentwickelte Keim frei. Die ganze Entwicklung, selbst die Befruchtung fällt ausserhalb des Mutterorganismus. Bei den Vögeln geschieht zwar die Entwicklung gleichfalls ausserhalb des Mutterorganismus, aber der letztere versieht den Keim sogleich mit dem zur Entwicklung nöthigen Stoff und führt ihm während der letzteren die nöthige Wärme zu. Das Medium, in welchem die Thiere leben, ist insofern von Einfluss, als es dem Keim, der noch keine eigene Bewegungsfähigkeit besitzt, mehr oder weniger leicht seine Nahrungsstoffe zuführt. Desshalb werden die Keime der Wasserthiere im Allgemeinen früher selbständig als die Keime der Landthiere.

Zur Veranschaulichung der erörterten Verhältnisse lassen wir einen Auszug aus den von Leukart zusammengestellten Tabellen hier folgen. Es ist in denselben unter der Productivität das Verhältniss des jährlich producirten Fortpflanzungsmaterials zum Körpergewicht des Mutterthiers, unter dem relativen Gewicht des Embryo das Verhältniss des Gewichtes eines reifen Embryo oder reifen Keims zum Körpergewicht des Mutterthiers verstanden. Die Fruchtbarkeit bedeutet die jährliche Zahl reifer Embryone oder Keime.

Nahrungsstoffe, welche Barral am Menschen, Bidder und Schmidt an der Katze und Boussingault an der Taube ausgeführt haben, gegründet.

	Körpergewicht in Grammen	Jährliche Production	Productivität	Relatives Gewicht des Embryo	Fruchtbarkeit
Mensch	55000	4000	7,3 : 100	7,3 : 100	1
Pferd	325000	25000	7,7 : 100	15,4 : 100	1/2
Kuh	175000	35000	20 : 100	20 : 100	1
Hund	22000	7920	36 : 100	2 : 100	18
Maus	20	59	295 : 100	8,5 : 100	35
Taubenhabicht	950	224	23,5 : 100	5,8 : 100	4
Strauss	40000	21600	54 : 100	3 : 100	18
Sperling	25	27,6	120 : 100	9,2 : 100	12
Haustaube	350	259	74 : 100	5,3 : 100	14
Leghuhn	900	4400	500 : 100	5 : 100	100
Eidechse	11	7	63,6 : 100	7 : 100	9
Blindschleiche	9	4,16	46 : 100	6 : 100	8
Ringelnatter	330	150	45,5 : 100	3,3 : 100	13
Frosch	52	8	15,5 : 100	0,008 : 100	2800
Stichling	1,23	0,3	24,4 : 100	0,12 : 100	180
Aal	23	3,3	14,3 : 100	0,23 : 100	60
Schleihe	150	30	20 : 100	0,0013 : 100	15000
Häring	164	37	23 : 100	0,0005 : 100	47000

Die erörterten Abhängigkeitsverhältnisse der Fortpflanzung von der Stoffconsumtion einerseits, von dem anderweitigen Kraftverbrauch anderseits lassen sich einfach durch folgende Gleichungen festhalten. Nennt man q die gesammte Menge der in einer gegebenen Zeit assimilirten Stoffe, h den für den individuellen Haushalt (Wärmebildung, Muskelarbeit u. s. f.) erforderlichen Verbrauch und m das für die Fortpflanzung verwandte Material, so ist $m = q - h$. Bezeichnet man ferner die Fruchtbarkeit mit f und das Gewicht des einzelnen reifen Embryo mit p, so ist $f = \frac{m}{p}$.

§. 54. Arten der Fortpflanzung.

Die Fortpflanzung ist ein Vorgang, bei welchem zu bestimmten Zeiten während des inviduellen Lebens gewisse Bestandtheile der Organismen zu Wesen derselben Art auswachsen und im Laufe dieses Wachsthums meistens vom Mutterorganismus sich lostrennen. Die Fortpflanzung kann entweder unmittelbar an die Vorgänge des plastischen Lebens sich anschliessen, indem sie durch Wachsthumsproducte (Knospen oder Theilstücke) eine Neuerzeugung von Individuen bedingt, oder sie kann in der Bildung abgesonderter entwicklungsfähiger Zellen (Keimzellen oder Sporen) bestehen, oder endlich sie kann geschehen, indem abgesonderte Zellen durch ihre Berührung mit andern Absonderungselementen derselben Species die Fähigkeit der Entwicklung empfangen. Darnach unterscheiden wir:

1) die ungeschlechtliche Fortpflanzung, als deren Unterarten:

a) die Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte,

b) die Fortpflanzung durch Keimzellen oder Sporen,

2) die geschlechtliche Fortpflanzung.

Neben diesen sicher nachgewiesenen Fortpflanzungsformen gibt es noch zwei andere Arten der Entstehung von Organismen, die als, übrigens in sehr verschiedenem Grade, hypothetisch bezeichnet werden müssen, nämlich:

3) die Urzeugung, eine Entstehung von Organismen ohne Fortpflanzung, durch directes Zusammentreten unorganisirter Bestandtheile, und

4) die Entstehung neuer Arten von Organismen in Folge allmäliger Veränderung der vorhandenen während ihrer Fortpflanzung durch sehr viele Generationen hindurch.

Der Begriff der Zeugung ist der allgemeine Begriff, der jede Art von Entstehung organischer Wesen in sich fasst. Durch sichere Beobachtung festgestellt ist aber nur die Zeugung durch Fortpflanzung, auf welcher die Fortexistenz der gegenwärtigen Schöpfung beruht. Unsere Betrachtung hat sich daher auch vorzugsweise mit der Fortpflanzung zu beschäftigen. Die Urzeugung und Zeugung durch allmälige Veränderung der Arten sollen hier nur als Erklärungsversuche in Betracht kommen, durch welche man das Räthsel der ersten Entstehung von Organismen zu lösen oder sich zu erleichtern strebte.

A. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung.

§. 55. Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte schliesst unmittelbar dem einfachen Wachsthum der Gewebe sich an. Es geht derselben stets ein totales oder partielles Wachsthum des Mutterorganismus voraus. Wächst der Mutterorganismus mehr oder weniger in seiner Totalität, um dann in zwei oder mehr Theile sich zu spalten, so liegt eine Fortpflanzung durch Theilung vor. Ist dagegen das Wachsthums ein partielles, so dass das neue Individuum an einer beschränkten Stelle dem Mutterorganismus aufsitzt, so ist eine Fortpflanzung durch Knospenbildung vorhanden. Uebrigens sind Theilung und Knospenbildung nur in ihren extremen Fällen deutlich von einander zu trennen, häufig kann das Fortpflanzungsproduct mit demselben Rechte als eine Knospe wie als ein Theilstück betrachtet werden. Beiden Formen der Fortpflanzung ist es eigen, dass die gezeugten Individuen oft noch eine lange Zeit, nicht selten sogar bleibend mit dem Mutterorganismus in Verbindung bleiben. Hierdurch schliesst sich diese Fortpflanzung noch inniger an das einfache Wachsthum an.

Einen Organismus, mit welchem die als Wachsthumsproducte gezeugten Individuen in dauernder Verbindung bleiben, bezeichnet man als einen Individuenstock, speciell im Thierreich auch als Thiercolonie. Rücksichtlich seiner sämmtlichen anderweitigen Functionen, seiner Ernährung, Bewegung u. s. f. kann das zusammengesetzte Individuum sich wie ein einfaches verhalten, indem die einzelnen gezeugten Individuen sich als Organe eines einheitlichen Organismus darstellen und als solche von einander abhängig sind. Zusammengesetzte Organismen dieser Art sind fast alle Pflanzen, unter den Thieren die Polypen, Bandwürmer, Ringelwürmer und einzelne Infusorien (die Vorticellenstöcke).

Die Fortpflanzung durch Theilung findet sich namentlich in der Classe der Infusorien, ausnahmsweise neben der Knospenbildung auch bei Polypen und Würmern, im Pflanzenreich bei den ein- und mehrzelligen Algen. Meistens ist sie eine Quertheilung, seltener eine Längstheilung (letzteres z. B. bei den Vorticellen). Viele niedere Thiere, Infusorien, Rhizopoden, Polypen, lassen sich künstlich in jeder beliebigen Richtung theilen, und jedes der Theilstücke wächst wieder zu einem ganzen Individuum aus.

Die Knospenbildung ist die verbreitetste unter den ungeschlechtlichen Fortpflanzungsformen. Bei allen zusammengesetzten Pflanzen beruht das Wachsthum des Individuenstocks neben der Theilung auf Knospenbildung. Unter den Thieren findet sich die Knospenzeugung bei den Polypen, Scheibenquallen, Bryozoen, Tunicaten, Bandwürmern, Ringelwürmern. Die Knospen erscheinen entweder seitlich am Körper und werden dann als Lateralknospen bezeichnet oder in der Körperaxe, als Axillarknospen. Ein Beispiel lateraler Knospenbildung bieten die Polypenstöcke; bei den Pflanzen beruht das eigentliche Wachsthum meist auf Theilung der Zellen, während die Knospen gleichfalls lateral auftreten. Ein Beispiel axillarer Knospenbildung sind die Bandwürmer und Ringelwürmer: bei ersteren geschieht die Knospenbildung am einen Leibesende, bei letzteren in der Continuität der Leibesringel. Die laterale Knospenbildung entspricht vollständig der Längstheilung, die axillare Knospenbildung der Quertheilung.

Eine grosse Analogie mit der Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte, namentlich durch Theilung, hat die Regeneration verloren gegangener Körperbestandtheile, die in den niedersten Thierclassen eine fast unbegrenzte ist, die aber selbst bei manchen nakten Amphibien (z. B. den Tritonen) zur Wiedererzeugung zusammengesetzter Organe, der Extremitäten, des Schwanzes u. s. w., führt. Die Regeneration schliesst sich zunächst an die künstliche Theilung an. In der That ist z. B. die bei der künstlichen Theilung unseres Süsswasserpolypen (Hydra viridis) geschehende Vermehrung der Individuen eben so gut fast eine Fortpflanzung durch Zerfall in einzelne Theilstücke zu nennen wie eine Regeneration der Theilstücke zu vollständigen Individuen.

Vom Standpunkt der Generationslehre können streng genommen alle zusammengesetzten Organismen als Individuenstöcke bezeichnet werden, weil die Theile

dieser Organismen durch Zellentheilung und Knospenbildung Wachsthumsproducte erzeugen können. Jene Theile verhalten sich aber in anderer Hinsicht wie Organe eines einfachen Individuums, d. h. die Functionen des einfachen Individuums, Ernährung, Bewegung u. s. w., sind unter dieselben vertheilt. Bei dieser Arbeitstheilung übernehmen dann einzelne der ungeschlechtlich entstandenen Individuen die specielle geschlechtliche Fortpflanzungsfunction. So lassen sich die Befruchtungsorgane der höheren Pflanzen als die zunächst durch ungeschlechtliche Zeugung entstandenen Geschlechtsindividuen des ganzen Individuenstocks betrachten. Ebenso zerfallen z. B. die frei schwimmenden Colonieen der Röhrenquallen in locomotive Individuen (die Schwimmglocken) und in Ernährungs- und Fortpflanzungsthiere. Wie die einzelnen, mit getrennten Functionen betrauten Theile der Pflanze morphologisch einander analog sind, so auch die einzelnen der Arbeitstheilung unterworfenen Individuen einer Thiercolonie.

§. 56. Fortpflanzung durch Sporen.

Die Fortpflanzung durch Keimzellen oder Sporen steht in der Mitte zwischen der Fortpflanzung durch Wachsthumsproducte und der Fortpflanzung durch befruchtete Eier. Die Keimzelle entsteht bei den Thieren meist frei in der Leibeshöhle, durch eine Art innerer Knospenbildung, sie trennt aber sogleich sich von dem Mutterorganismus, und ihre Weiterentwicklung entspricht im Wesentlichen der Entwicklung des Eies.

Im Pflanzenreich kommt die Fortpflanzung durch Sporen bei den Pilzen, Flechten und Algen vor. Bei den letzteren sind sehr häufig die Sporen mit Wimpern versehen. In vielen Fällen hat sich jedoch die angebliche Sporenfortpflanzung bereits als eine geschlechtliche Fortpflanzung herausgestellt. Das Nämliche gilt von der Fortpflanzung der Infusorien. Namentlich sind, wie es scheint, alle Fälle von sogenannter Conjugation bei Algen und Infusorien auf eine geschlechtliche Fortpflanzung zu beziehen. Die Conjugation besteht im Allgemeinen darin, dass zwei Individuen an einer Stelle ihres Leibes mit einander verwachsen und durch diese Verwachsungsstelle ihre Geschlechtsproducte austauschen. Bei gewissen Algen, den Conjugaten, führt dies sogar zur völligen Verschmelzung der beiden Individuen (Copulation) *).

Im Thierreich findet sich die Vermehrung durch Keimzellen bei den Trematoden und Infusorien. Ausserdem kann man die Vermehrung der ungeschlechtlichen Individuen unter den Blattläusen (Aphiden) als eine Fortpflanzung durch Keimzellen betrachten. Diese ungeschlechtlichen Blattläuse, die nach Generationen wechselnd mit geschlechtlichen auftreten, besitzen einen Keimstock, der dem Eierstock der Geschlechtsthiere entspricht, und aus dem die Keimzellen in die Leibeshöhle fallen, um sich dort zu entwickeln.

*) Pringsheim, zur Kritik und Geschichte der Untersuchungen über das Algengeschlecht. Berlin 1857. Balbiani, recherches sur les phénomènes sexuels des Infusories. Paris 1861.

§. 57. Generationswechsel und Parthenogenesis.

Die beiden Formen ungeschlechtlicher Fortpflanzung finden sich weitaus in den meisten Fällen, vielleicht sogar immer, nicht als ausschliessliche Fortpflanzungsweisen, sondern sie setzen eine geschlechtliche Fortpflanzung voraus, mit welcher sie abwechseln. Bei diesem Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung sind dann in den meisten Fällen die geschlechtlich zeugenden Individuen überhaupt abweichend organisirt von den ungeschlechtlich zeugenden. Es zerfällt so die ganze Lebensgeschichte der Thier- oder Pflanzenspecies in zwei oder sogar mehr Generationen, von denen die geschlechtliche gewöhnlich durch ungeschlechtliche Fortpflanzung und die geschlechtslose durch geschlechtliche Fortpflanzung entsteht. Dieses abwechselnde und regelmässige Aufeinanderfolgen von ungeschlechtlich und geschlechtlich zeugenden Individuen innerhalb einer Species bezeichnet man als Generationswechsel.

Wenn man den Generationswechsel in seiner weitesten Bedeutung fasst, so kann man alle höheren Pflanzen demselben subsumiren. Wir haben oben gesehen, dass man eine solche Pflanze als einen Individuenstock betrachten darf. Von den einzelnen Individuen dieses Stocks pflanzen diejenigen, welche die Achsenorgane der Pflanze zusammensetzen, ungeschlechtlich, durch Theilung und Knospenbildung, sich fort, und sie erzeugen am Schluss einer Reihe von Generationen die Geschlechtsindividuen, die Staubgefässe und Fruchtblätter, aus deren Befruchtungsfunctionen eine neue zunächst ungeschlechtliche Generation wieder ihren Ursprung nimmt. Eine noch grössere Analogie mit dem Generationswechsel der Thiere hat die Fortpflanzung der mit Stamm und Blättern versehenen Kryptogamen. Dagegen kommt bei den Pilzen, z. B. bei dem Mutterkornpilz, ein Wechsel der Fortpflanzung vor, der nicht dem eigentlichen Generationswechsel zugehört, indem bei ihm nur zwei verschiedene Formen ungeschlechtlicher Vermehrung auf einander folgen, eine Knospenzeugung und eine Sporenbildung. Immerhin ist es in diesen Fällen nach der Analogie mit den sonstigen Thatsachen des Generationswechsels wohl möglich, dass die Sporenzeugung sich, wie schon öfter, als eine geschlechtliche Zeugung herausstellt.

Im Thierreich finden sich die ausgeprägtesten Beispiele von Generationswechsel, für die ursprünglich Stenstrup, der Entdecker desselben, diese Bezeichnung eingeführt hat, bei den Bandwürmern, Trematoden und Polypen. Man nennt hier diejenigen Thiere, welche auf geschlechtslosem Wege die Geschlechtsthiere erzeugen, die Ammen. Die Fortpflanzung der Amme kann auf dem Weg der Knospenbildung oder der Sporenbildung geschehen, sie kann entweder eine Reihe ungeschlechtlicher Generationen hervorbringen, bevor die Geschlechtsthiere entstehen, oder sie kann sogleich in erster Generation Geschlechtsthiere erzeugen. Die ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Knospenbildung führt immer zu den Thierstöcken. Solche Thierstöcke sind die Bandwürmer und die Polypenstöcke. Jeder Bandwurm ist eine Colonie, bestehend aus der Bandwurmamme, dem so genannten Kopf oder Scolex, und den durch Knospenbildung aus ihm hervorgegangenen Geschlechtsthieren, den Gliedern oder Proglottiden. Aus den

Gliedern entstehen durch geschlechtliche Fortpflanzung blasenförmige Embryonen, deren jeder, wenn er die günstigen Bedingungen findet, sich wieder zu einem Scolex entwickelt. Wenn durch die Knospenbildung zunächst eine geschlechtslose Generation entsteht, so bildet sich ein Ammenstock. Die Röhrenquallen, Hydroiden, Scheibenquallen bilden solche Ammenstöcke. Wo die Larve mit dem ausgebildeten Thier eine längere Zeit in Verbindung bleibt, da finden sich stets zugleich noch anderweitige Arbeitstheilungen; ebenso bestehen diese zwischen den einzelnen Individuen der Ammenstöcke. (S. §. 55.)

Auch bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Keimzellen, welche bei den Trematoden nachgewiesen ist, kommt zuweilen eine Aufeinanderfolge mehrerer Ammengenerationen vor. Es entstehen hier durch geschlechtliche Zeugung Embryonen, die zunächst immer zu Ammen von sehr abweichender Gestalt werden. Die Amme zeugt in ihrem Innern durch die Entwicklung hier vorhandener Keimzellen entweder noch einmal eine Ammenbrut oder eine Brut von so genannten Cercarien, d. h. von Trematodenlarven, die sich von den geschlechtlichen Trematoden nur dadurch unterscheiden, dass sie einen Schwanz besitzen, den sie aber später abwerfen, wodurch sie in wirkliche Trematoden übergehen.

Man hat die Ammenindividuen im Generationswechsel auch Larven genannt, indem man den Generationswechsel als eine Metamorphose auffasst, die von der gewöhnlichen Metamorphose, wie z. B. die Insecten sie zeigen, nur insofern sich unterscheidet, als sie auf zwei oder sogar mehr Generationen vertheilt ist. Da man nun überall das geschlechtsreife Thier als das fertige Individuum betrachtet, so ist auch die Amme als der noch nicht geschlechtlich entwickelte Zustand der Larve analog.

Aehnlich dem Wechsel geschlechtlicher und geschlechtsloser Individuen, wie der Generationswechsel innerhalb der nämlichen Species ihn zeigt, kommt bei gewissen Thieren ein Wechsel geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung an einem und demselben Individuum vor. Am wichtigsten ist in dieser Beziehung der bei manchen Insecten nachgewiesene Wechsel zwischen der Production von Eiern, die durch Befruchtung sich entwickeln, und von Eiern, die sich unbefruchtet entwickeln, also den Keimzellen entsprechen. Diese Erzeugung sich unbefruchtet entwickelnder Eier bezeichnet man als Parthenogenesis (jungfräuliche Zeugung). Sie steht immer zu der Geschlechtseigenthümlichkeit der gezeugten Thiere in Beziehung, indem die befruchteten Eier einerseits und die unbefruchteten Eier anderseits Thiere von entgegengesetztem Geschlechte liefern. Bei den Bienen z. B. ist das befruchtete Ei weiblich, das unbefruchtete männlich.

Als abwechselnde geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung könnte man auch die Fortpflanzung der Ringelwürmer betrachten, bei welchen neben geschlechtlicher Zeugung eine axillare Knospenbildung und Selbsttheilung der Individuen vorkommt. Mit grösserem Recht sind aber die Ringelwürmer als zusammengesetzte Thiere anzusehen, jeder Körperringel also als ein einfaches Individuum. Den Fällen eigentlicher Parthenogenesis nähert sich dagegen mehr die Fortpflanzung der Blattläuse. Da es aber bei diesen regelmässig andere Individuen sind, die sich ungeschlechtlich, andere, die sich geschlechtlich vermehren, so betrachtet man passender die geschlechtslosen Blattläuse als die Ammen der

Geschlechtsthiere, subsumirt also den Fall dem Generationswechsel. Vor den ausgeprägten Fällen von Generationswechsel ist dieser jedoch dadurch ausgezeichnet, dass die Ammen den weiblichen Geschlechtsthieren sehr ähnlich sind.

Seit das früher namentlich durch A. Braun behauptete Vorkommen der Parthenogenesis im Pflanzenreich durch die neueren Untersuchungen von Karsten u. A. widerlegt ist, beschränkt man das Vorkommen derselben auf gewisse Insectenarten. Am bekanntesten unter denselben sind die Bienen. Der Bienenstaat besteht aus einem ausgebildeten Weibchen, der Bienenkönigin, aus verkümmerten Weibchen, die keine Fortpflanzungsfunctionen verrichten können, den Arbeiterinnen, und aus den männlichen Bienen oder Drohnen. Die letzteren bevölkern aber nur transitorisch den Bienenstock, da sie im Herbst von den Arbeiterinnen vertrieben werden und dann zu Grunde gehen. Die Bienenkönigin macht im Frühjahr ihren Hochzeitsflug, auf dem sie befruchtet wird. Sie besitzt dann die Fähigkeit abwechselnd und nach Willkür männliche und weibliche Eier zu legen. Die ersteren, die Drohneneier, legt sie in die weiten Zellen, die letzteren, die Arbeiterinneneier, legt sie in die engen Zellen des Stocks. Eine unbefruchtete Königin wird drohnenbrütig, d. h. sie legt nur noch männliche Eier. Die Fähigkeit dieser willkürlichen Geschlechtsbestimmung der Eier durch die Königin hat nach Siebold ihre Ursache in einem receptaculum seminis, welches die Königin besitzt, und in welchem sie lange Zeit, selbst 3—4 Jahre lang, den Samen aufbewahren kann Aus dieser Samentasche befruchtet sie selbst das Ei bei seinem Durchtritt durch die Legröhre und wandelt dadurch das ohne Befruchtung männliche Ei in ein weibliches Ei um. Doch ist es keineswegs Regel bei der Parthenogenesis, dass das unbefruchtete Ei männlich, das befruchtete weiblich ist, bei den Sackträgern (Psychiden) z. B. findet das umgekehrte Verhältniss statt*).

B. Die geschlechtliche Fortpflanzung.

§. 58. Die Geschlechtsdifferenz.

Die geschlechtliche Fortpflanzung fordert nicht bloss einen Keim, der das Bildungsmaterial des entstehenden Thieres enthält, sondern ausserdem ein zweites Formelement, das durch seine unmittelbare Einwirkung erst jenen Keim zur Entwicklung anregt. Ei und Samen sind Ausscheidungsproducte, die entweder von einem und demselben Individuum oder von verschiedenen Individuen erzeugt werden. Die Vereinigung der Geschlechtsorgane auf demselben Individuum findet sich bei den meisten Pflanzen und bei den hermaphroditischen Thieren; der Dualismus der Geschlechter wird bei der Mehrzahl der Thiere und bei den diöcischen Pflanzen getroffen.

Auch wo beide Geschlechtsproducte von einem einzigen Individuum producirt werden, da ist doch sehr häufig eine Begegnung der Geschlechtsstoffe verschiedener Individuen zur dauernden Erhaltung der Art er-

*) v. Siebold, Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. Leipzig 1856.

forderlich. So hat sich selbst bei der Beobachtung der monöcischen Gewächse ergeben, dass eine zeitweilig eintretende gegenseitige Befruchtung unerlässlich ist, wenn die Generation nicht allmälig verkümmern soll. Bei den hermaphroditischen Thieren aber findet sich die gegenseitige Befruchtung noch viel allgemeiner, es reiht sich hier die Selbstbefruchtung durch ihr bloss vicariirendes Auftreten noch an die ungeschlechtliche Zeugung an.

Die Versuche von Gärtner haben gezeigt, dass, wenn man monöcische Gewächse vollkommen von ihres gleichen isolirt, die Samen mit der Zeit ihre Entwicklungsfähigkeit verlieren, und Darwin fand sogar, dass verschiedene Varietäten derselben Species bei wechselseitiger Befruchtung productiver sind. Theils durch die bewegte Luft, theils durch blüthenbesuchende Insecten wird der Samenstaub von einer Pflanze auf die andere übergeführt*). Unter den Zwitterthieren sind es namentlich die träge beweglichen, die als Schmarotzer lange Zeit isolirt lebenden, bei denen die Selbstbefruchtung für die Erhaltung der Art eine Bedeutung hat. Bei den Schnecken macht die gegenseitige Lage der Geschlechtsorgane eine Selbstbefruchtung unmöglich. Bei den Salpen gelangen die weiblichen und männlichen Organe in verschiedenen Zeiten zur Entwicklung. Im Allgemeinen ist bei den hermaphroditischen Landthieren gegenseitige Befruchtung die Regel, bei den Wasserthieren scheint Selbstbefruchtung häufiger vorzukommen, hier bietet aber immer das Wasser die Möglichkeit, die Geschlechtsproducte verschiedener Individuen mit einander in Berührung zu bringen.

Sobald die Geschlechtsorgane der Thiere auf verschiedene Individuen vertheilt sind, erstreckt sich die Geschlechtsdifferenz selten ausschliesslich auf die Geschlechtsorgane, sondern sie tritt theils in der besonderen Ausbildung bestimmter Theile, welche das eine Geschlecht, am häufigsten das männliche, kennzeichnen, theils in der gesammten Organisation zu Tage. Beim männlichen Geschlecht sind in der Regel die Organe der animalen Functionen ausgebildeter, beim weiblichen nehmen meistens die Organe der Fortpflanzungsverrichtungen selbst einen grösseren Raum ein. Die äusseren Geschlechtsverschiedenheiten der Menschen lassen sich grossentheils auf dasselbe Moment zurückführen.

Das Minimum der Geschlechtsdifferenz im Thierreich besteht darin, dass sich dieselbe, wie z. B. bei den meisten Fischen, auf das Vorhandensein verschiedener Geschlechtsdrüsen beschränkt. Eine ausgebildetere Geschlechtsdifferenz tritt meistens erst auf, wenn an den Zuleitungswegen der Geschlechtsdrüsen Begattungsorgane entstehen, die in beiden Geschlechtern durchgängig identisch angelegt sind, sich aber der verschiedenen Function entsprechend in verschiedener Weise weiter entwickeln. Sehr häufig treten dann bei den männlichen Thieren weitere Organe auf, die mehr in mittelbarer Beziehung zu den Begattungsverrichtungen stehen oder als äussere Merkmale der Geschlechtsdifferenz kennzeichnend sind,

*) Gärtner, Versuche und Beobachtungen über die Befruchtungsorgane der vollkommenen Gewächse. Stuttgart 1844. Darwin, ann des sciences nat. Botan. 4, XIX, 1862.

so der Sporn und Kamm des Hahnes, das Geweih der Hirsche, die Klammerorgane männlicher Käfer, der besondere Farbenschmuck männlicher Vögel u. s. w.

Der Umstand, dass bei den männlichen Thieren die Organe der animalen Functionen, also besonders Scelett und Muskeln, kräftiger entwickelt sind, bedingt es, dass meistens auch die männlichen Thiere eine bedeutendere Körpergrösse besitzen. Der grössere Raumumfang der Fortpflanzungsorgane bei den weiblichen Thieren liegt dagegen theils in der bedeutenderen Grösse der weiblichen Geschlechtsproducte theils darin begründet, dass der Embryo von dem weiblichen Thier sehr oft bis zu einer gewissen Stufe der Entwicklung beherbergt wird. Die Unterschiede in den Proportionen der männlichen und weiblichen Gestalt des Menschen deuten auf dieselbe Ursache hin. Das männliche Scelett ist in allen seinen Dimensionen grösser als das weibliche, an diesem fällt nur sogleich der grössere Unterleibsraum, überhaupt die grössere Längenausdehnung des ganzen Rumpfes gegenüber dem Längsdurchmesser der Extremitäten und des Kopfes in die Augen.

Die Ursachen der Geschlechtsdifferenz sind nur in jenen Fällen klar ermittelt, in welchen dieselbe von der Befruchtung oder Nichtbefruchtung abhängt, also bei den Insecten mit Parthenogenesis. Bei allen übrigen Organismen, bei welchen sowohl männliche als weibliche Individuen aus befruchteten Eiern entstehen, lassen sich bis jetzt nur einzelne Momente namhaft machen, die auf die Bestimmung des Geschlechtes von Einfluss sind. Die hauptsächlichsten dieser Momente scheinen folgende zu sein:

1) Die Ernährung des Mutterorganismus und die auf dieselbe influirenden Ursachen. Bei allen diöcischen Pflanzen hat man beobachtet, dass Wärme, Licht und Trockenheit die Entwicklung des männlichen, Feuchtigkeit und Düngung die Entwicklung des weiblichen Geschlechtes begünstigen. Unsicherer sind die in dieser Beziehung an Thieren angestellten Beobachtungen. Nach Einigen soll auch hier eine günstigere Ernährung im Ganzen die Entwicklung des weiblichen Geschlechtes bevorzugen.

Knight hat zuerst beobachtet, dass Melonen und Gurken bei hoher Temperatur nur männliche, bei niedriger Temperatur nur weibliche Blüthen trugen. Nach Geoffroy St.-Hilaire sollen bei den kärglich genährten Menageriethieren die männlichen Jungen überwiegen. Nach Malaguti sollen diejenigen Schaafe, die weibliche Lämmer zur Welt bringen, durchschnittlich ein höheres Gewicht besitzen als diejenigen, die Bocklämmer gebären. Ploss hat das Nämliche auch beim Menschen nachzuweisen versucht. Auf dem Lande werden nach ihm mehr Knaben geboren als in den Städten, was mit der meist kärglicheren Ernährung der Landbewohner zusammenhänge. Auch den auffallenden Knabenüberschuss in manchen Ländern, z. B. in Russland, führt Ploss auf die nämliche Ursache zurück. Wappäus hat jedoch besonders an der Statistik von Schweden nachgewiesen, dass Hungersnoth und Misswachs keinen ersichtlichen Einfluss auf das Verhältniss der männlichen und weiblichen Geburten besitzen, und dieser Statistiker ist daher geneigt anzunehmen, dass die Ernährungsverhältnisse

überhaupt von keiner hervorragenden Wichtigkeit für die Geschlechtsdifferenz sind *).

2) Die Individualität des Vaters und der Mutter. Der Einfluss dieses Momentes kann insbesondere bei den höheren Thieren als ziemlich nachgewiesen betrachtet werden, und zwar scheint auf das Geschlecht die Individualität des Vaters von geringerem Einfluss als diejenige der Mutter zu sein, während in Bezug auf die übrigen physischen Eigenthümlichkeiten, z. B. der Rasse, eher das entgegengesetzte Verhältniss stattfindet. Zunächst ist das Alter der Eltern vorzüglich für die Entwicklung des Geschlechtes von Bedeutung. Es lässt sich in dieser Hinsicht als allgemeines Gesetz aussprechen, dass mit dem Alter des Vaters oder der Mutter der Einfluss auf das Geschlecht in derjenigen Richtung zunimmt, die dem eigenen Geschlechte entspricht, dass also jeder Organismus eine um so höhere Neigung besitzt, bei der Zeugung sein eigenes Geschlecht wieder zu erzeugen, je älter er ist. Von nachweisbarem Einflusse ist daher das Altersverhältniss zwischen Vater und Mutter. Das grössere Alter des Vaters macht das männliche Geschlecht bei der Nachkommenschaft überwiegend, das grössere Alter der Mutter das weibliche Geschlecht. Ausser dem Alter scheinen noch andere Eigenthümlichkeiten in der Individualität beider Eltern bestimmend zu sein. Darauf deutet z. B. hin, dass sehr fruchtbare weibliche Individuen und solche, die sich durch Mehrgeburten auszeichnen, gewöhnlich einen Ueberschuss männlicher Nachkommen besitzen.

Der Einfluss des Alters beider Eltern auf das Geschlecht der Nachkommen ist namentlich durch die sorgfältigen Beobachtungen Hofacker's an Haussäugethieren und am Menschen nachgewiesen. Wir geben hier beispielsweise eine Tabelle über den Einfluss des Altersverhältnisses, die von Sadler aus den Geschlechtsregistern der englischen Pairs zusammengestellt ist.

Verhältniss der männlichen zu den weiblichen Geburten.

Vater jünger als die Mutter . .	86 : 100
Vater eben so alt	94 : 100
Vater 1—6 Jahre älter . . .	103 : 100
Vater 6—11 Jahre älter . . .	126 : 100
Vater 11—16 Jahre älter . . .	147 : 100
Vater über 16 Jahre älter . . .	163 : 100

Das mittlere Verhältniss der geboren werdenden Knaben zu den Mädchen ist in den europäischen Ländern 105 : 100. Dieses Verhältniss ist ohne Zweifel durch das Altersverhältniss der in die Ehe Tretenden, wie es die Sitte festgestellt hat, bedingt. Auch in den aussereuropäischen Ländern ist nach Wappäus das Verhältniss nahehin das nämliche, ausgenommen in Australien, wo die grosse Seltenheit der Frauen eine sehr frühe Heirath derselben verursacht, und wo daher der Knabenüberschuss bedeutender ist (120,9 : 100). Die grössere Sterblichkeit

*) Ploss, über die die Geschlechtsverhältnisse der Kinder bedingenden Ursachen. Berlin 1858. Wappäus, allgemeine Bevölkerungsstatistik, Bd. 2.

der Knaben in den ersten Jahren nach der Geburt bedingt es übrigens, dass, trotz dieses ungleichen Verhältnisses der Geburten, in den meisten Ländern gegen die Zeit der Pubertät hin eine Gleichheit in der Zahl der Individuen beiderlei Geschlechts eintritt*).

Neben Ernährung und Individualität der Mutterthiere soll 3) die Zeit der Befruchtung des Eies auf das Geschlecht von Einfluss sein. Kühe, deren Eier im Anfang der Brunst befruchtet werden, gebären nämlich nach den Beobachtungen von Thury ausschliesslich Kuhkälber, solche, deren Eier gegen Ende der Brunst befruchtet werden, ausschliesslich Stierkälber. Bei Versuchen an Hühnern und Kaninchen fand sich jedoch dieses Gesetz nicht bestätigt. Es bleibt daher fraglich, ob dasselbe überhaupt richtig ist, oder ob es nur für gewisse Säugethierarten Gültigkeit besitzt**).

§. 59. Die Geschlechtsproducte.

Das Ei ist in allen Thierclassen von übereinstimmender Beschaffenheit. Es besitzt nämlich die wesentlichen Bestandtheile der Zelle. Den Zelleninhalt bezeichnet man als Dotter, die Zellenmembran als Dotterhaut und den Zellenkern als Keimbläschen. Das letztere, das sich gewöhnlich als ein einen flüssigen Inhalt umschliessendes Bläschen nachweisen lässt, enthält, meist an einer Stelle seiner Peripherie aufsitzend, ein dunkles Kernkörperchen, den Keimfleck. An der Dotterhaut vieler Eier ist eine besondere Oeffnung nachgewiesen, durch welche die Samenkörperchen bei der Befruchtung in den Dotter eindringen, die Mikropyle.

Der wichtigste dieser Bestandtheile ist der Eidotter. Er liefert die Anlage zu dem Embryo. Sämmtliche thierischen Eier kann man in zwei Classen eintheilen, je nachdem entweder der ganze Dotter das Material zur Entwicklung des Embryos liefert, oder je nachdem nur ein Theil des Dotters hierzu verwandt wird, während der andere Theil zur Ernährung des Embryos dient. Die Eier, deren ganzer Dotter unmittelbar in die Bildung der Gewebe des Embryonalkörpers eingeht, bezeichnet man als Eier mit totaler Furchung oder als holoblastische Eier, die Eier, deren Dotter in einen Bildungsdotter und einen Ernährungsdotter zerfällt, bezeichnet man als Eier mit partieller Furchung oder als meroblastische Eier.

Als Typus der holoplastischen Eier kann das Säugethierei, als Typus der meroplastischen Eier das Vogelei dienen. Das Säuge-

*) Hofacker, über die Eigenschaften, welche sich von den Eltern auf die Nachkommen vererben. Quetelet, sur l'homme, t. I. Wappäus, allgemeine Bevölkerungsstatistik, Bd. 2. Nasse, Arch. f. wissensch. Heilk. Bd. 9.

**) Thury, über das Gesetz der Erzeugung der Geschlechter. Aus dem Franz. von Pagenstecher. Leipzig 1864. Coste, comptes rendus, 60, 1865.

thierei (Fig. 17) lässt deutlich die wesentlichen Bestandtheile der Zelle unterscheiden. Seine Dotterhaut, die Zellenmembran, ist ziemlich dick und von durchsichtiger Beschaffenheit (zona pellucida). Der Dotter oder Zelleninhalt zeigt in einer homogenen Flüssigkeit zahlreiche feine Körn-

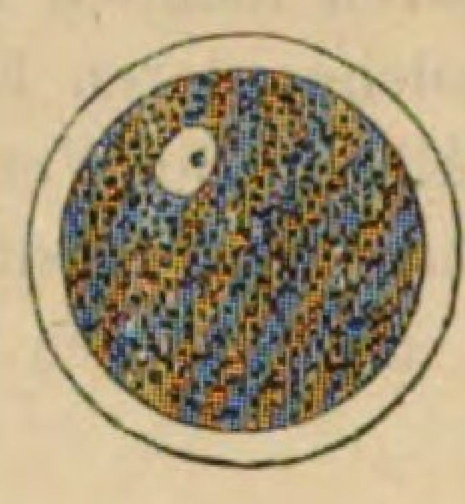


Fig. 17.

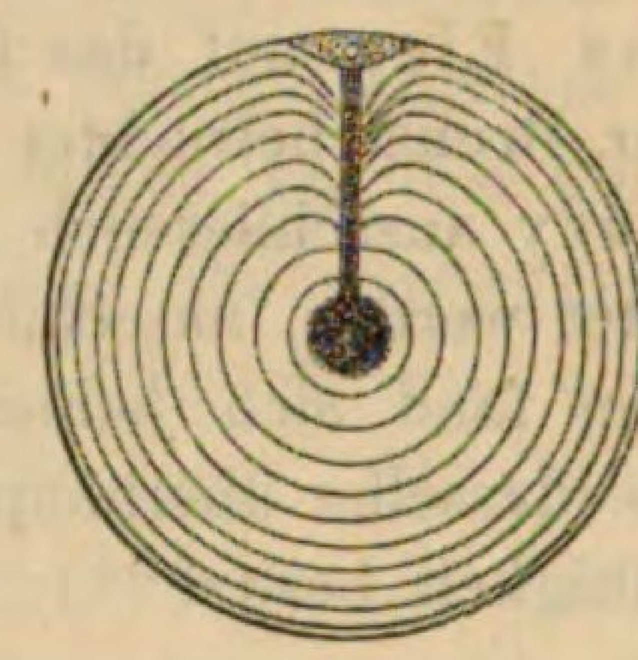


Fig. 18.

chen und Fettmoleküle Endlich das Keimbläschen, dem die Bedeutung des Kerns zukommt, ist ein mit klarer Flüssigkeit erfülltes und von einer sehr zarten Membran umschlossenes Bläschen, das etwas excentrisch liegt und einen dunkleren festen Kern, den Keimfleck, enthält. Dagegen hat das Vogelei (Fig. 18) eine weit zusammengesetztere Beschaffenheit. Die Dotterhaut führt hier an ihrer Innenfläche eine Schichte von kleinen Plasterepithelzellen, die aber bei der Reifung des Eies allmälig zerfallen. Der Dotter selbst besteht aus dem Bildungsdotter und aus dem Nahrungsdotter. Der Bildungsdotter ist der kleine weisse, nach oben gelegene Fleck unmittelbar unter der Dotterhaut, den man als Hahnentritt, Narbe oder Keimscheibe bezeichnet (cicatricula, discus proligerus). Von ihm aus geht ein weisslicher Streifen bis in den Mittelpunkt des Dotters, zur Dotterhöhle. Die Keimscheibe ist aus Körnchen und Fettmolecülen zusammengesetzt, in deren Mitte das Keimbläschen eingebettet liegt. Die Dotterhöhle nebst dem sie mit der Keimscheibe verbindenden weissen Strang ist sehr dünnflüssig und enthält nur wenige kleine Bläschen und Fetttröpfchen. Man bezeichnet diesen ganzen mittleren Theil des Vogeldotters auch als weissen Dotter. Er ist in concentrischen Schichten von dem weit massenreicheren gelben oder Nahrungsdotter umgeben. Der gelbe Dotter besteht in seiner anfänglichen Entwicklung aus Elementen, die sich deutlich als Zellen ausweisen, deren Membran und Kern aber später verloren gehen, und deren Inhalt sich immer mehr mit Fettkörnchen erfüllt. Das vollkommen reife Ei enthält daher als ausgebildete Zelle nur noch das Keimbläschen. Der Unterschied zwischen Säugethier- und Vogelei besteht somit im Wesentlichen darin, dass jenes eine einfache Zelle ist, in der erst in Folge der Befruchtung ein endogener Vermehrungsprocess beginnt, während dieses eine Zelle ist, die schon im Verlauf ihres Wachsthums eine Menge kleinerer Zellen durch Theilung ihres Inhalts erzeugt hat. Dabei betrifft aber dieser Vermehrungsprocess vor der Befruchtung den Nahrungsdotter, während die Zellenvermehrung nach der Befruchtung allein im Bildungsdotter von statten geht.

Da das Säugethierei nur $^1/_{10}$ bis $^1/_{20}'''$ im Durchmesser hat, während das Vogelei oft die Grösse von mehreren Zollen erreicht, so musste schon dieser Grössenunterschied neben der sonstigen Differenz den Verdacht erwecken, dass nur ein Theil des Vogeleies dem ganzen Säugethierei entsprechen möchte. So hielt denn auch v. Baer, der Entdecker des Säugethiereies, das Vogelei für das Analogon des Eierstockfollikels und sein Keimbläschen allein für das dem Säugethierei entsprechende Gebilde. Später wurde diese Ansicht von H. Meckel und Allen Thomson dahin modificirt, dass die Keimscheibe mit dem weissen Dotter dem Säugethierei entspreche, während der gelbe Dotter eine Epithelproduction sei, die dem Epithel des Follikels correspondire. Der einzige triftige Beweisgrund für diese Ansicht, die Existenz einer besondern innern, den weissen vom gelben Dotter trennenden Dottermembran, die von Meckel und Thomson behauptet wurde, kann nicht aufrecht erhalten werden, da es keinem andern Forscher noch gelang, jene Membran zu beobachten *).

Thiere mit holoblastischen Eiern:	Thiere mit meroblastischen Eiern:
Säugethiere	Vögel
Batrachier	Beschuppte Amphibien
Cyclostomen	Plagiostomen und Teleostier
Niedere Kruster (Entomostraceen)	Höhere Kruster
„ Arachniden (Milben)	„ Arachniden
Anneliden	Insecten
Niedere Mollusken	Cephalopoden.
Würmer	
Strahlthiere	

Der Same besteht aus zahlreichen beweglichen Elementen, den Samenkörperchen, und einer zähen Flüssigkeit, in welcher dieselben schwimmen. Die fast überall wiederkehrende Grundform der Samenkörperchen ist die lineare Form eines Haares mit verdicktem vorderem Ende, dem Kopf, und zugespitztem hinterem Ende, dem Schweif. (Fig. 20 Samenkörperchen vom Menschen.) Bei manchen niederen Thieren finden sich jedoch auch Samenkörperchen von Kern- oder Zellenform. Ueber die Bewegungen der Samenkörperchen vgl. §. 38. Die Samenkörperchen entwickeln sich aus Zellen, die morphologisch der Eizelle entsprechen. Diese männlichen Keimzellen erfahren noch innerhalb der Geschlechtsdrüse eine Umwandlung, welche dem Furchungsprocesse des befruchteten Eies ähnlich ist, ihr Inhalt zerfällt nämlich in Tochterzellen, deren jede zu einem Samenkörperchen auswächst.

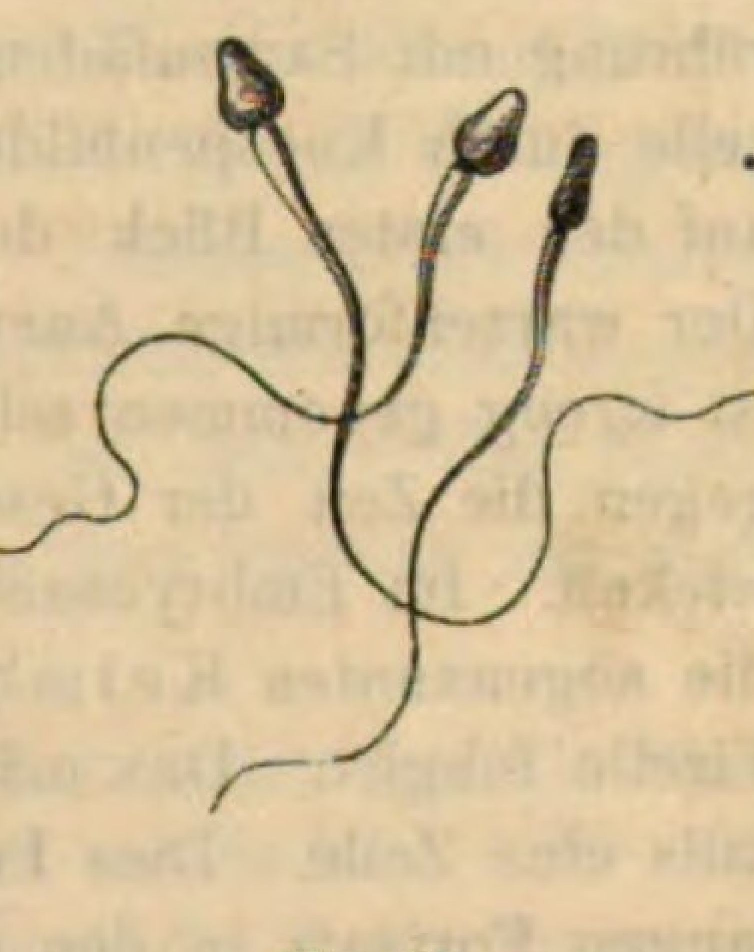


Fig. 19.

*) Meckel, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 3. Thomson, Art. ovum in Todd's Cyclopaedia of Anatomy. Leukart, Art. Zeugung.

§. 60. Befruchtung und Entwicklung.

Der Vorgang der Befruchtung besteht in dem Eindringen der Samenkörperchen in das Ei, für welches wahrscheinlich in der Dotterhaut aller Eier eine oder mehrere besondere Oeffnungen existiren. Kurz nach der Befruchtung beginnt die Entwicklung des Embryo aus dem Ei. Diese Entwicklung nimmt ihren Anfang mit dem Furchungsprocess, der, je nachdem er das ganze Ei (totale Furchung) oder nur einen Theil desselben (partielle Furchung) trifft, verschieden verläuft, im Allgemeinen aber nach der Regel der Zweitheilung vorwärts schreitet. (Fig. 15 S. 104.) Der Furchungsprocess hat die Bedeutung einer endogenen Zellenvermehrung. Zuerst trennt sich der ganze Dotter oder der sich furchende Theil desselben in zwei Hälften, dann jede dieser Hälften wieder in zwei Hälften, u. s. f. Erst im weiteren Verlauf der Furchung kommt es bei manchen Eiern vor, dass die verschiedenen Theile ihres Inhalts mit verschiedener Geschwindigkeit in dieser Furchung vorwärts schreiten. Am Ende des Furchungsprocesses ist entweder aus dem ganzen Ei oder aus dem Bildungsdotter desselben ein Haufe von Zellen geworden, aus dem sich nunmehr nach den Regeln der Zellenmetamorphose (§. 15 u. f.) die Gewebe und Organe des Embryokörpers aufbauen.

Vergleichen wir mit dem Befruchtungs- und ersten Entwicklungsprocess des thierischen Eies die Befruchtung und Entwicklung der Pflanzen, so finden wir bei diesen eine weit grössere Mannigfaltigkeit der geschlechtlichen Fortpflanzungsformen. Den thierischen Geschlechtsproducten am nächsten stehen die Geschlechtsproducte der beblätterten Kryptogamen. In den Antheridien derselben entwickeln sich bewegliche Samenfäden, und auf dem durch Keimung einer Spore erzeugten sogenannten Proembryo (dem ungeschlechtlich entstandenen weiblichen Geschlechtsindividuum im Generationswechsel) entsteht die Eizelle, die durch Berührung mit Samenfäden entwicklungsfähig wird, indem aus der befruchteten Eizelle durch Knospenbildung die neue Pflanze hervorgeht. Viel abweichender ist auf den ersten Blick der Befruchtungsvorgang der phanerogamischen Gewächse. Der warzenförmige Auswuchs des Ovariums, den man hier als Eichen bezeichnet, ist streng genommen selbst erst eine Art Ovarium, ein Gewebe, in welchem sich gegen die Zeit der Geschlechtsreife eine Zelle, der Embryosack, stärker entwickelt. Im Embryosack entstehen dann einige, gewöhnlich drei, Tochterzellen, die sogenannten Keimbläschen, von denen nach der Befruchtung eines als Eizelle fungirt. Das männliche Zeugungsproduct ist das Pollenkorn, gleichfalls eine Zelle. Dies Pollenkorn lässt, wenn es auf die Narbe gelangt ist, einen langen Fortsatz in den Griffelkanal hinabwachsen, bis er mit dem Embryosack in Berührung tritt, zuweilen auch denselben durchbricht. Nun beginnt in der Eizelle, dem Keimbläschen, die Entwicklung. Dasselbe wächst, indem es gleichzeitig in eine grössere Zahl von Zellen sich theilt und dadurch in einen zelligen Körper, den Vorkeim (Proembryo), übergeht. Aus einer Zelle des Vorkeims erst entsteht dann durch Knospenbildung der eigentliche Embryo. Der Befruchtungsvorgang bei den phanerogamischen Gewächsen ist somit dadurch ausgezeich-

net, dass er mit einem eigenthümlichen Wachsthum der männlichen Zeugungsproducte, der Pollenkörner, beginnt. Damit, dass es bloss der Fortsatz des Pollenkorns ist, der eigentlich befruchtet, tritt aber doch wieder eine gewisse Analogie mit den übrigen Befruchtungsprocessen ein, wo das Samenkörperchen oder der Samenfaden aus dem Inhalt einer männlichen Keimzelle entsteht. Als eine solche Keimzelle kann man auch das Pollenkorn betrachten, und es besteht dann der Unterschied seiner Entwicklung nur darin, dass es nicht endogen, sondern, dem allgemeinen Typus des Pflanzenwachsthums gemäss, durch eine Art von Knospenzeugung das befruchtende Element bildet. Der Bewegung der Samenfäden aber entspricht die Protoplasmabewegung im Innern der Pollenröhre.

C. Hypothesen über die Entstehung der Organismen.

§. 61. Die Urzeugung.

Unter der Urzeugung versteht man die Entstehung von Organismen durch directes Zusammentreten von Bestandtheilen der unbelebten Natur. Während alle bisher betrachteten Zeugungsformen organische Wesen gleicher Art voraussetzen, soll bei der Urzeugung das Einzelwesen unabhängig entstehen. Dass in einer früheren Periode der Geschichte unserer Erde Organismen durch Urzeugung sich gebildet haben, ist unzweifelhaft: bei dem ersten Entstehen von Organismen auf der Erde müssen unfehlbar diese aus unorganischen Stoffen hervorgegangen sein. Die Hypothese der Urzeugung aber nimmt an, dass noch jetzt fortan gewisse niedere Pflanzen- und Thierorganismen auf dieselbe Weise entstehen. Man ist zu dieser Hypothese durch die Beobachtung veranlasst worden, dass solche niedere Organismen häufig sich bilden, ohne dass man die Keime derselben an dem Ort ihrer Entstehung beobachten konnte. Eine sorgfältigere Beobachtung hat jedoch dargethan, dass die Keime niederer Organismen weit leichter sich verbreiten und weit verbreiteter sind, als man früher vermuthet hatte, und in einzelnen Fällen liess sogar direct die Entwicklung der vermeintlich durch Urzeugung entstandenen Wesen aus Keimen sich nachweisen. Insbesondere erklärten die Erscheinungen des Generationswechsels zahlreiche Beobachtungen, die man früher auf Urzeugung bezogen hatte. Es ist daher das Stattfinden einer Urzeugung in der heutigen Schöpfung mindestens als äusserst unwahrscheinlich zu bezeichnen.

Die Annahme der Urzeugung hat sich in neuester Zeit immer auf die Classen der Pilze, Algen, Infusorien und Eingeweidewürmer beschränkt. Für die Classe der Eingeweidewürmer wurde diese Annahme durch die Entdeckung des Generationswechsels direct widerlegt. Man hatte hier namentlich für die geschlechtslosen, verirrten Ammenindividuen der Bandwürmer (Cysticercus, Echinococcus) an der Urzeugungslehre festgehalten. Ein weiterer Gegengrund ergab sich aus der Leichtigkeit, mit welcher die in reichlicher Menge vorkommenden Keime aller dieser Thiere theils durch das Wasser theils durch die Luft sich verbreiten. Dies fällt namentlich für die Infusorien sowie für die Pilze und Algen

in Rücksicht. Ehrenberg wies nach, dass im Staub und im Regen Infusorien vorkommen. Dabei haben die niederen Pflanzen und Thiere sowie ihre Keime eine ausserordentliche Lebenszähigkeit. Sie können vollkommen vertrocknen, und doch durch günstige Einflüsse wieder zum Leben erweckt werden. Namentlich aber kommt dabei noch die ausserordentliche Fruchtbarkeit aller dieser Organismen in Betracht. Ehrenberg hat berechnet, dass eine Vorticelle in vier Tagen nicht weniger als 140 Billionen Nachkommen producirt.

Neuerdings hat man gesucht die Urzeugungslehre auf experimentellem Wege zu begründen oder zu widerlegen. Schwann und Helmholtz wiesen nach, dass eine Infusion, die zur Ertödtung der etwa darin befindlichen Keime gekocht und dann mit zuvor geglühter Luft in Berührung gebracht wird, niemals Infusorien erzeugt, dagegen behauptete später Pouchet, das Kochen der Infusionen zerstöre nicht blos die Keime der Organismen, sondern es vernichte auch die Fähigkeit der Infusionen Organismen zu erzeugen. Er setzte daher Heu oder andere organische Substanzen trocken einer höheren Temperatur aus und brachte sie dann mit zuvor gekochtem Wasser in Berührung: es traten so stets Pilze und Infusorien in grosser Menge auf. Mit Recht wurde gegen diese Versuche eingewandt, dass sie nur eine Persistenz der Keime in höherer Temperatur wahr scheinlich machen, sobald diese trocken der höheren Temperatur ausgesetzt werden. In der That lässt sich direct beweisen, dass Infusorien und Infusorienkeime in trockener Hitze sich sehr leicht erhalten und nach der Abkühlung bei Einwirkung von Feuchtigkeit wieder aufleben. Wenn man von einer Infusion das Wasser entfernt, die Substanzen dann trocknet und einer Temperatur bis zu 140° C. aussetzt, so erhält man, wenn die nämlichen Substanzen zu einer neuen Infusion verwandt werden, immer dieselben Species von Organismen wieder.

Um die ausserordentliche Verbreitung organischer Keime in der Atmosphäre nachzuweisen, hat Hoffmann einen sehr einfachen Versuch angegeben. Er stellt zwei frisch gekochte Infusionen neben einander, die er beide mit einem durchbohrten Kork verschliesst, in deren einem sich eine gerade, in deren anderem sich eine nach unten gebogene Glasröhre befindet. In dem ersten Glas entwickeln sich Infusorien, in dem zweiten nicht. Am schlagendsten wurde endlich diese Verbreitung der Keime durch die sinnreichen Versuche Pasteur's dargethan. Pasteur sammelte die in der Luft verschiedener Orte suspendirten körperlichen Theilchen, indem er die Röhre eines Aspirators mit Schiessbaumwolle verstopfte. Die Schiessbaumwolle löste er dann in Aether und Alkohol auf und mischte davon sorgfältig gekochten Infusionen bei. Pasteur untersuchte auf diese Weise die Luft des Hofes und der Keller der Pariser Sternwarte, die Luft am Montanvert im Jura bis zu 2000 Meter Höhe. Er wies überall noch organische Keime nach, deren Menge aber in den Kellern weit geringer war als im Hofe und ebenso mit der Höhe beträchtlich abnahm*).

Durch diese Versuche kann die herkömmliche Urzeugungslehre so weit als widerlegt betrachtet werden, als sie überhaupt widerlegbar ist. Dagegen fragt

*) Pouchet, hétérogénie ou traité de la génération spontanée, Paris 1859. Derselbe, nouv. expériences sur la génération spont. Paris 1864. Pasteur, annales des sciences nat. 4, XVI u. annales chim. phys. t. 64, 1862. Leukart, Art. Zeugung und Archiv f. Naturgesch., 1859 (Jahresber. für 1858).

es sich, ob nicht experimentell eine Urzeugung in anderm Sinn, als jene Lehre sie annahm, sich mit der Zeit noch erweisen lässt. Man hat immer sich zersetzende und faulende organische Substanzen für die Stoffe gehalten, aus denen niedere Organismen entstehen müssten. Es ist jetzt genugsam bewiesen, dass solche Stoffe nur günstig sind für die Entwicklung der Keime; es ist aber auch unzweifelhaft, dass bei jener Urzeugung, die als Schöpfungsact die organische Welt erst hervorbrachte, die organischen Wesen nicht durch die Zersetzung schon vorhandener Organismen entstehen konnten. Wer mit Aussicht auf Erfolg eine Urzeugung zu Stande bringen wollte, müsste also erst die Bedingungen zu erforschen suchen, die bei der ersten Urzeugung vorhanden waren.

§. 32. Die Entstehung der Arten.

Die nicht zu umgehende Voraussetzung, dass im Anfang des organischen Lebens unserer Erde Organismen durch Urzeugung entstanden sind, hat offenbar dann am wenigsten Schwierigkeiten, wenn wir annehmen, dass jene durch Urzeugung entstandenen Wesen Organismen der einfachsten Art gewesen seien, aus denen erst durch eine allmälige und langdauernde Metamorphose die complicirteren Organismen hervorgingen. Diese Annahme, die ohne wissenschaftlichen Werth war, so lange ihr die Beweisgründe fehlten, ist durch Darwin zu einer durch zahlreiche Beobachtungen gestützten Hypothese erhoben worden, durch welche von jenem ersten Urzeugungsact einfachster Wesen an die ganze Mannigfaltigkeit der organischen Schöpfung erklärlich gemacht wird. Die Hypothese nimmt an, dass bei der Fortpflanzung der Organismen von einer Generation zur andern Veränderungen in den Eigenthümlichkeiten der Nachkommen eintreten, die zuerst als Merkmale der Varietät, dann der Rasse und endlich der Art gelten. Aus einer Stammart sollen auf diese Weise mehrere Arten mit divergirenden Merkmalen hervorgehen können. Die Ursache, welche dieses Auseinandertreten in mehrere Arten ursprünglich erzeugt, ist die nachweisbare Eigenschaft der Organismen in ihren Nachkommen abzuändern, d. h. in den Nachkommen individuelle Eigenthümlichkeiten zu erzeugen, welche die Eltern nicht besassen. Diese individuellen Eigenthümlichkeiten aber bleiben, so wird angenommen, ständig, werden zu Charakteren der Rasse und Art, indem immer diejenigen Individuen, die durch ihre Eigenthümlichkeiten der Aussenwelt und andern Geschöpfen gegenüber die günstigsten Bedingungen der Fortexistenz in sich tragen, auch die meiste Aussicht haben, diese Eigenthümlichkeiten fortzupflanzen und durch Paarung mit Individuen gleicher Beschaffenheit zu erhöhen. Die äussere Natur übt also nach dieser Hypothese eine ähnliche Wirkung auf die Organismen aus, wie dieselbe der Mensch bei der Züchtung absichtlich ausübt. Wie bei der Züchtung durch Paarung von Individuen mit gleichen Merkmalen diese Merkmale allmälig angehäuft und, indem die Züchtung nach verschiedenen Richtungen hin verfolgt wird, mehrere Va-

rietäten und Rassen einer Art erzeugt werden, so sollen durch die ähnliche Wirkung, welche die Bedingungen der Existenz und vor Allem der Wettkampf der verschiedenen Organismen mit einander ausüben, aus einer Stammart im Lauf einer längeren Zeit mehrere Arten entstehen, indem allmälig die Zwischenformen erlöschen. Wegen dieser Analogie mit der künstlichen Züchtung ist jener in der Natur geschehende Process der Artenzeugung als natürliche Züchtung bezeichnet worden.

Die Möglichkeit eines Organismus sich zu erhalten ist nothwendig um so grösser, je leichter es ihm wird, seine Lebensbedürfnisse zu befriedigen, und je mehr er hierin den gleichfalls nach ihrer Erhaltung strebenden andern Geschöpfen gewachsen ist. Desshalb ist es vorzugsweise der Kampf der organischen Wesen um ihr Dasein, welcher die natürliche Züchtung erzeugt. Dieser Kampf muss im Allgemeinen zur Vervollkommnung der Arten führen, denn die vollkommneren Arten werden den unvollkommneren gegenüber immer im Vortheil sein; er muss aber auch zu immer grösserer Divergenz der Arten führen, denn die sich nahe stehenden Geschöpfe, deren Lebensbedingungen identisch sind, werden weit intensiver mit einander um ihr Dasein kämpfen, als sich ferner stehende Geschöpfe, deren Lebensbedingungen sehr verschieden, ja zuweilen entgegengesetzt sind, so dass die einen auf die Existenz der andern angewiesen bleiben, wie dies Verhältniss in grossem Massstab zwischen Pflanzen und Thieren stattfindet. Führt man consequent die Hypothese der natürlichen Züchtung durch, so wird man schliesslich bei Organismen einfachster und deshalb auch wahrscheinlich höchst übereinstimmender Art stehen bleiben, die durch Urzeugung entstanden, und aus denen im Laufe einer unermesslichen Zeit die zahlreichen Pflanzen- und Thierarten, welche jetzt die Erde bevölkern, durch allmälige und fortschreitende Veränderungen hervorgegangen sind.

Die wichtigsten Thatsachen, welche als Beweisgründe dafür angeführt werden können, dass in der That in der organischen Natur ein Process stattfindet, welcher jenem Process der künstlichen Züchtung, nur in viel vergrössertem Massstabe, entspricht, sind folgende:

1) Viele Arten besitzen Merkmale, die sichtlich ihren äusseren Existenzbedingungen angepasst sind.

Blätter fressende Insekten sind insgemein grün, Rinden fressende grau gefärbt, Schneevögel sind weiss, das Birkhuhn besitzt die Farbe der Moorerde, u. s. f. Offenbar sind dies Färbungen, bei welchen die Thiere der Beobachtung der Feinde, denen sie zur Beute dienen, am leichtesten entgehen. Wahrscheinlich waren die Stammarten von jeder beliebigen Färbung, aber die Individuen von der bestimmten Farbe kamen wegen ihrer günstigeren Existenzbedingungen zum Uebergewicht.

2) Pflanzen von weit ausgedehnten Verbreitungsbezirken bieten auch ungewöhnlich viele Varietäten dar.

Diese Thatsache lässt sich daraus erklären, dass mit der Verschiedenheit der Arten die Existenzbedingungen wechseln.

3) Wesen, welche tiefer auf der Stufenleiter der Natur stehen, sind veränderlicher als die höheren.

Dieses Gesetz ergibt sich einfach aus der Thatsache, dass die niederen Gattungen und Familien des Pflanzen- und Thierreichs eine grössere Anzahl von Arten enthalten als die höheren. Offenbar lässt sich dies aus der Hypothese der natürlichen Züchtung leicht erklären, da nach ihr die niederen Organismen solche sind, die noch auf einer früheren Stufe des ganzen Verlaufs der Metamorphosen stehen.

4) Artencharaktere sind veränderlicher als Gattungscharaktere.

Auch dieses Gesetz ergibt sich aus den Thatsachen der botanischen und zoologischen Systematik. Es erklärt sich nach unserer Hypothese, wenn man bedenkt, dass die Arten später sich gebildet haben als die Gattungen, dass also die Gattungscharaktere eine viel längere Zeit hatten sich zu fixiren.

5) Theile, die in einigen Arten einer Gattung veränderlich sind, sind auch in andern Arten derselben Gattung veränderlich.

Diese Thatsache, die besonders im Thierreich nachzuweisen ist und schon aus den Eintheilungsgründen des zoologischen Systems in die Augen springt, weist darauf hin, dass eben durch die Abänderung dieser veränderlichen Theile die Verschiedenheit der Arten entstanden ist.

6) Die Varietät einer Art nimmt oft einige von den Charakteren einer verwandten Art an oder kehrt zu einigen von den Merkmalen der Stammesart zurück.

Esel und Pferd zeigen manchmal deutliche Querstreifen wie das Zebra, ohne dass bei ihren Voreltern die gleiche Zeichnung sich nachweisen lässt. Hier bietet die Hypothese die Annahme dar, dass Esel, Pferd und Zebra von einem gemeinsamen Stammvater kommen, der jene Querstreifen besass. Ein Beispiel, an dem sich das Aehnliche innerhalb der Grenzen einer Art unmittelbar erweisen lässt, bieten die Taubenrassen. In sämmtlichen Taubenrassen kommt es vor, dass Individuen die Zeichnung der wilden Felstaube, der Stammmutter aller Taubenrassen, zeigen. Alle diese Erscheinungen erklären sich aus dem durch die Beobachtung nachgewiesenen Gesetz, dass die Nachkommen, oft mit Ueberspringung vieler Generationen, eine Neigung haben die Merkmale ihrer Stammeltern anzunehmen, sobald man nach unserer Hypothese annimmt, dass die verwandten Arten gemeinsame Stammeltern besessen haben.

7) In den Schichten unserer Erdrinde folgen die Thierorganismen in einer Entwicklungsreihe auf einander, welche im Allgemeinen jener Entwicklung entspricht, die jeder einzelne Organismus noch jetzt während seines Embryonallebens durchläuft.

Den Ausgangspunkt dieses Gesetzes bildet die Thatsache, dass alle Organismen aus Keimen von wesentlich gleicher Art hervorgehen. Verfolgen wir nun die weitere Entwicklung, so trennt sich diese allmälig, indem zuerst, schon bei der ersten Differenzirung des Keims, die vegetabilischen Organismen sich abzwei-

gen. Sodann folgt die weitere Spaltung der Stämme des Thierreichs. Je näher sich die Classen und Arten verwandt sind, um so länger verläuft die Entwicklung gleichartig. Eine Zeit lang sind die Embryonen sämmtlicher Wirbelthierclassen einander ähnlich, vollends verhältnissmässig spät erst trennen sich die Embryonen der Säugethierarten. Zugleich entspricht hierbei der entwickeltere Zustand eines tiefer stehenden Organismus dem unentwickelteren eines höheren. So kommt es, dass z. B. der Säugethierembryo Entwicklungsphasen durchläuft, welche successiv der ausgebildeten Form von Fisch, Amphibium und Vogel ähnlich sind. Nun folgen sich aber in derselben Reihenfolge die Wirbelthierarten in den Schichten unserer Erdrinde. Zuerst treten die Fische auf, dann die Amphibien, zuletzt die Säugethiere, und in jeder dieser Classen gehen wieder die vollkommneren Arten den unvollkommneren voran. Auf die hier zu Tage tretende Analogie der embryologischen und palaeontologischen Entwicklung hat hauptsächlich Agassiz, der Gegner Darwin's, hingewiesen und auf sie die Lehre gegründet, die organische Natur sei durch eine Reihe einzelner, vom Unvollkommenen zum Vollkommenen aufsteigender Schöpfungacte gebildet worden, deren jeder zugleich einer Entwicklungsstufe des vollkommensten Organismus, des Menschen, entspreche. Aber mit Recht hat neuerdings Häckel ausgeführt, wie hierin gerade eine umfassende Bestätigung der Darwin'schen Theorie liegt, da jene Analogie uns darauf hinweist, dass die organischen Formen wahrscheinlich aus einander entstanden sind, ähnlich wie die embryonalen Entwicklungsstufen aus einander hervorgehen. Dieser Bestätigung durch die Thatsachen der Geologie im Grossen und Ganzen gegenüber verliert offenbar der Einwand an Gewicht, dass Zwischenformen zwischen den einzelnen Typen des Pflanzen- und Thiereichs, wie sie doch bestanden haben müssen, bis jetzt nicht aufgefunden worden sind. Ueberdies hat schon Darwin bemerkt, dass solche Zwischenformen wegen der Divergenz der Charaktere nur eine verhältnissmässig geringe Dauer haben konnten.

Die Hypothese der Entwicklung der verschiedenen Arten des Pflanzen- und Thierreichs aus einander wurde schon früher von einzelnen Naturforschern (Lamark, Geoffroy St.-Hilaire) der herrschenden Theorie von der Entstehung durch eine Menge einzelner Schöpfungsacte und von der Constanz der Arten entgegengestellt. Auf eine wissenschaftliche Begründung dieser Hypothese ist Darwin durch die Beobachtung der künstlichen Züchtung geführt worden, bei welcher eine grosse Menge von Spielarten und Rassen aus einander entstehen können. Wenn sämmtliche Taubenrassen aus der wilden Felstaube hervorgegangen sind, so ist in der That nicht einzusehen, warum ein der Züchtung analoger Process in der Natur im Laufe der Zeit nicht Arten und Gattungen hervorbringen sollte. Stets ist das Princip der Züchtung die Häufung individueller Eigenthümlichkeiten durch Paarung von Individuen mit gleichen Eigenthümlickheiten gewesen, und durch Befolgung dieses Prinzips leisten z. B. die englischen Taubenzüchter fast das Unglaubliche. Aber unbewusst hat jenes Prinzip der Mensch seit undenklicher Zeit bei seinen Hausthieren befolgt, woraus sich die zahlreichen Spielarten und Rassen der letzteren erklären.

Als ein besonderer Fall natürlicher Züchtung lässt im Thierreich besonders die sexuelle Züchtung sich nachweisen. Ueberall streiten die männlichen Thiere um den Besitz der Weibchen, und im Allgemeinen werden die kräftigsten Thiere, diejenigen, die ihre Stelle in der Natur am besten ausfüllen, am meisten

Aussicht haben Nachkommenschaft zu erhalten. Die Vervollkommnung ist also das nothwendige Resultat dieser Züchtung*).

Die Hypothese der natürlichen Züchtung ist eine Verallgemeinerung zweier Gesetze, deren Stattfinden innerhalb engerer Grenzen erwiesen ist, nämlich des Gesetzes der Abänderung und des Gesetzes der Vererbung. Die Abänderung erzeugt ursprünglich die Varietät, die Vererbung bedingt, dass die anfänglich individuellen Merkmale generell und ständig werden. Sobald man jene beiden Gesetze verallgemeinert, so muss man nothwendig die Grenze zwischen Varietät, Rasse und Art aufheben und für alle drei in den Abweichungen der Individuen die Wurzel suchen. Existirt aber zwischen den Arten keine Grenze mehr, so ist eine solche ebenso wenig zwischen den höheren Abtheilungen des Systems, die ohnehin künstlich sind, zu statuiren.

Die der Annahme einer Veränderlichkeit der Arten entgegengesetzte Hypothese von der Constanz der Arten stützt sich hauptsächlich auf die Fähigkeit der Fortpflanzung zwischen Individuen derselben Art, während aus der geschlechtlichen Vermischung von Individuen verschiedener Arten entweder keine Nachkommen erzielt werden oder Nachkommen, die selbst unfruchtbar sind. Man ist desshalb auch darüber einig, dass die Bastardzeugung nicht zur Vermehrung der Artenformen beigetragen haben kann. Aber es versteht sich von selber, dass das Merkmal der fruchtbaren Fortpflanzung, das übrigens für die Arten, die unsere Systeme unterscheiden, nicht einmal ein constantes ist, über die Unveränderlichkeit der Arten nichts entscheiden kann, da, sobald man einmal das Princip der Variation zugibt, in einer sehr langen Zeit sich sehr wohl in den Sprossen einer einzigen Stammart Verschiedenheiten der Organisation ausbilden können, die eine fruchtbare Kreuzung unmöglich machen.

*) Darwin, über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzenreich. Aus dem Engl. von Bronn. Stuttgart 1860. Derselbe, das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. A. d. E. v. Carus. Bd. 1. Stuttgart 1868. Häckel, generelle Morphologie der Organismen. 2 Bde Berlin 1866.

Aussicht haben Nachkommenschaft zu erhalten. Die Vervollkommnung ist also die nothwendige Bedingung dieser Züchtung*).

Die Hypothese der natürlichen Züchtung ist eine Verallgemeinerung zweier Gesetze, deren Wahrheit unabhängig von der Theorie erwiesen ist, nämlich des Gesetzes der Abänderung und des Gesetzes der Vererbung. Die Abänderung erzeugt ursprünglich die Varietät, die Vererbung bedingt, dass die anfänglich individuellen Merkmale, gesteigert und erhalten werden. Sobald man jene beiden Gesetze verallgemeinert, so muss man nothwendig die Grenze zwischen Varietät, Rasse und Art aufheben und für alle drei in den Abweichungen der Individuen die Wurzel suchen. Existirt aber zwischen den Arten keine Grenze mehr, so ist eine solche ebenso wenig zwischen den höheren Abtheilungen des Systems, die ebenfalls künstlich sind, zu statuiren.

Die der Annahme einer Veränderlichkeit der Arten entgegengesetzte Hypothese von der Constanz der Arten stützt sich hauptsächlich auf die Fähigkeit der Fortpflanzung zwischen Individuen derselben Art, während aus der geschlechtlichen Vermischung von Individuen verschiedener Arten entweder keine Nachkommen erzeugt werden oder Nachkommen, die selbst unfruchtbar sind. Man ist ebendarum auch darüber einig, dass die Bastardzeugung nicht zur Vermehrung der Artenformen beigetragen haben kann. Aber es versteht sich von selbst, dass das Merkmal der fruchtbaren Fortpflanzung, das übrigens für die Arten, die unsere Systeme aufstellen, nicht einmal ein constantes ist, über die Unveränderlichkeit der Arten nichts entscheiden kann, da, sobald man einmal das Princip der Variation zugibt, in einer sehr langen Zeit sich sehr wohl in den Sprossen einer einzigen Stammart Verschiedenheiten der Organisation ausbilden könnten, die eine fruchtbare Kreuzung unmöglich machen.

*) Darwin, über die Entstehung der Arten im Thier- und Pflanzenreich. Aus dem Engl. von Bronn. Stuttgart 1860. Derselbe, das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication. A. d. E. v. Carus. Bd. 2. Stuttgart 1868. Haeckel, generelle Morphologie der Organismen. 2 Bde. Berlin 1866.

Specielle Physiologie.

Erster Abschnitt.

Physiologie der Ernährung.

§. 63. Uebersicht des Gegenstandes.

Die Ernährung beginnt mit einer Reihe von Processen, durch welche die zum Wiederersatz der Körperbestandtheile tauglichen Stoffe von aussen aufgenommen und in eine Form übergeführt werden, in welcher sie leicht in die Säftemasse des Körpers eingehen können. Den zweiten Act der Ernährungsvorgänge bildet dann die wirkliche Aufnahme jener Verbindungen in das Blut und ihre Verarbeitung zu Blutbestandtheilen. Als dritter Act schliesst sich hieran die Bewegung des Blutes durch die verschiedenen Gewebe, bei welcher das Blut Stoffe abgibt und aufnimmt und in Folge dessen manchfache chemische Veränderungen erleidet, als deren wichtigste die Veränderung durch den Athmungsprocess hervorzuheben ist. Die Athmung besteht gleichzeitig in der Assimilation eines der wichtigsten Nahrungsstoffe und in der Ausscheidung eines der Hauptabsonderungsproducte. Sie bildet daher den Uebergang von dem aufbauenden zu dem zerstörenden Theil der Ernährungsvorgänge. Mit dem letzteren, mit der Ausscheidung der nicht assimilirbaren Stoffe und der zersetzten Körperbestandtheile endet die eigentliche Ernährung. Als ein Product derselben bleibt uns dann zum Schlusse noch die Betrachtung der Wärmebildung im Thierkörper übrig.

Die Physiologie der Ernährung hat daher in naturgemässer Reihenfolge zu behandeln:

1) die Verdauung,
2) die Aufsaugung und Blutbereitung,
3) das Blut und die Blutbewegung,
4) die Athmung,
5) die Absonderungen,
6) die Wärmebildung.

I. Die Verdauung.

§. 64. Uebersicht und Eintheilung.

Die Verdauung besteht in der Aufnahme der zum Unterhalt der Lebensprocesse und zum Ersatz der Gewebe erforderlichen Nahrung in den Verdauungscanal und in ihrer innerhalb des letzteren durch mechanische und chemische Mittel geschehenden Ueberführung in eine sie zur Aufnahme in die Säftemasse geeignet machende Form.

Die Physiologie der Verdauung hat daher zu handeln:

1) von der Nahrung,
2) von der mechanischen Verarbeitung der Nahrung oder vom Mechanismus der Verdauung, und
3) von den chemischen Veränderungen, welche die Nahrung bei der Verdauung erfährt, oder vom Chemismus der Verdauung.

1. Die Nahrung.

§. 65. Nahrungsstoffe und Nahrungsmittel.

Unter Nahrungsstoffen versteht man chemische Stoffe, die zur Unterhaltung des Ernährungsprocesses geeignet sind. Man unterscheidet davon die Nahrungsmittel als diejenigen meist aus einer grösseren Zahl von Nahrungsstoffen zusammengesetzten und oft mit nicht ernährungsfähigen Stoffen gemischten Substanzen, die von den Organismen zur Unterhaltung ihrer Ernährung unmittelbar benützt werden.

Als Nahrungsstoffe können alle jene Verbindungen und Elemente dienen, welche entweder direct oder nach vorausgegangener chemischer Zersetzung zu Bestandtheilen der Nahrungssäfte und Gewebe werden können, um als solche die zum Bestand des Lebens erforderlichen Functionen zu unterhalten. Die Nahrungsstoffe gehören im Allgemeinen denselben drei Gruppen organischer Körper an, aus welchen die Gewebe in ihrem frühesten Bildungszustande bestehen, nämlich den Eiweisskörpern, Fetten und Kohlenhydraten, wozu sich als weitere unerlässliche Bestandtheile gewisse unorganische Stoffe gesellen. Die Nahrungsstoffe sind demnach grösstentheils chemische Verbindungen von meistens complicirter Zusammensetzung; die einzige Ausnahme hievon bildet der Sauerstoff, der als Element von aussen zugeführt wird, seine Bedeutung als Nahrungsstoff wird uns jedoch erst in der Physiologie der Athmung beschäftigen.

1) Die Eiweisskörper sind für die Ernährung eines jeden thierischen Organismus erforderlich und durch keine andern Stoffe ersetzbar. Dagegen können die einzelnen Eiweisskörper (Albumin, Fibrin, Caseïn und ihre Modificationen) für einander eintreten, und der Organismus kann desshalb auch diese Nahrungsstoffe ebensowohl den Pflanzen als andern Thieren entnehmen. Ersteres geschieht ausschliesslich von den Pflanzenfressern, letzteres ausschliesslich von den Fleischfressern, während der Mensch mit den übrigen von gemischter Nahrung lebenden Thieren in höherem Grade von der Bezugsquelle der Eiweisskörper unabhängig bleibt. Unter den nächsten Derivaten der Eiweisskörper (§. 10) sind nur das Protagon, das leimgebende Gewebe und der Leim Nährstoffe, Elastin und Hornsubstanz dagegen sind unlöslich in den Verdauungssäften.

2) Die Fette werden bei weitem zum grössten Theil unmittelbar in der Form, in welcher sie den Thierkörper zusammensetzen, nämlich als Oleïn, Palmitin und Stearin, aufgenommen, neben ihnen in kleineren Mengen die ausser den drei genannten namentlich in Milch und Butter vorkommenden Fette Butin, Myristin. Auch die stets bei der Zersetzung der genannten Fette sich bildenden flüchtigen Fettsäuren, Buttersäure, Capron-, Capryl- und Caprinsäure, besitzen noch einigen Ernährungswerth. Seltener werden gewisse specifische Pflanzenfette, wie Laurin, Coccin, als Nährstoffe zugeführt.

3) Von den Kohlenhydraten können nur Stärke, Dextrin, Glycogen und die verschiedenen Zuckerarten als eigentliche Nährstoffe gelten. Das Gummi ist wahrscheinlich gar nicht, die Cellulose höchstens in sehr beschränktem Grade und vielleicht nur bei den Pflanzenfressern für die Ernährung verwendbar. Da die sämmtlichen der Ernährung dienenden Kohlenhydrate, grösstentheils noch innerhalb der Verdauungswege, in Traubenzucker übergehen, so ist allein diese letztere Zuckerart das direct ernährende Kohlenhydrat.

4) Unter den unorganischen Stoffen ist das Wasser derjenige, dessen der Thierkörper in der grössten Menge bedarf, und den er theils mit den festen Nahrungsstoffen verbunden, theils in flüssiger Form, als Getränk, zu sich nimmt. Ebenso ist eine Anzahl von unorganischen Salzen unter die wesentlichen Nahrungsstoffe zu rechnen. Hierher gehören namentlich die Chloralkalien, die phosphorsauren Alkalien und Erden, in geringerer Menge kohlensaure Alkalien und Erden, Eisenverbindungen, sowie Kieselerde und Fluorcalcium.

In den meisten Nahrungsmitteln sind die sämmtlichen hier genannten einfachen Nahrungsstoffe in verschiedenen Mengeverhältnissen enthalten, doch überwiegen im Allgemeinen unter den organischen Nahrungsbestandtheilen die stickstofffreien Körper (Kohlenhydrate und Fette). Nur das Ei bildet eine Ausnahme durch seinen Mehrgehalt an Albumi-

naten. Unter den übrigen Nahrungsmitteln enthalten das Fleisch und die Hülsenfrüchte relativ am meisten Eiweisskörper, während diese in den amylumreichen vegetabilischen Nahrungsmitteln mehr oder weniger zurücktreten. Unter den animalischen Nahrungsmitteln ist es die Milch, unter den vegetabilischen sind es die Getreidearten, welche in dieser Beziehung eine mittlere Stellung einnehmen und daher hinsichtlich des Mengenverhältnisses der stickstofffreien und stickstoffhaltigen Bestandtheile einander nahe stehen. Auch der Gehalt an Salzen ist in den einzelnen Nahrungsmitteln ein wechselnder. In den Fleischsorten überwiegen die Phosphate und die Kalisalze, in der Milch die Chloralkalien und der phosphorsaure Kalk. Die nämlichen Salze sind in geringerer, unzureichender Menge in den Getreidefrüchten, in dem Reis und der Kartoffel enthalten; reichlicher treten sie dagegen in den an ernährungsfähigen organischen Bestandtheilen armen grünen Gemüsesorten auf, welche hauptsächlich durch ihren Salzgehalt ihren Werth als Zuthaten der Nahrung erhalten.

So weit der Bedarf an Salzen nicht durch die festen Nahrungsmittel gedeckt wird, kann er in den Getränken zugeführt werden. Das Trinkwasser hat nicht bloss durch die Zufuhr der erforderlichen Wassermenge sondern namentlich durch seinen Gehalt an Kalk- und Chlorverbindungen, sowie an schwefelsauren Salzen eine wichtige Bedeutung als Nahrungsmittel. Indem das Quellwasser diese Salze in grösserer Menge enthält, ist es vorzugsweise zum Getränk geeignet, während das Wasser der Flüsse sich durch die Zufuhr, die ihm der Regen liefert, mehr dem destillirten Wasser nähert. Ausserdem verliert das Quellwasser bei seiner Filtration durch sandigen Boden die unlöslichen erdigen Bestandtheile, die meistens das Flusswasser verunreinigen.

Der Mensch geniesst die Nahrungsmittel in der Regel nicht in der rohen Form, in welcher sich dieselben in der Natur finden, sondern er bereitet sich aus ihnen mehr oder weniger zusammengesetzte S p e i s e n, welche den doppelten Zweck erfüllen, die Nahrung in eine leichter verdauliche Form zu bringen und sie in einer Mischung darzubieten, in welcher sie die einzelnen wesentlichen Nahrungsstoffe in dem erforderlichen Mengeverhältnisse enthält. In beiden Beziehungen bietet die Kochkunst, abgesehen von einzelnen Verirrungen, das bewundernswürdige Beispiel eines Instincts, der unter der alleinigen Führung des Geschmackssinns und der Hunger- und Durstempfindung practisch die Resultate der heutigen Wissenschaft längst anticipirt hat. Das Fleisch führen wir in eine verdauungsfähigere Form über, indem wir durch eine erhöhte etwas unter dem Gerinnungspunkt der Albuminate (bei 60—70° C.) liegende Temperatur das Fett verflüssigen, das zartere Bindegewebe lösen und die Fleischfaser selbst unter mithelfender Einwirkung der freien Säure des Muskels mürbe machen; wir fügen endlich Kochsalz als denjenigen Bestandtheil hinzu, welchen die Fleischasche in zu geringer Menge enthält.

Den dem gekochten Fleisch entzogenen Theil seiner Nahrungsbestandtheile, namentlich den grössten Theil der Salze und der Fleischmilchsäure nebst etwas Leim, Fett und Albuminaten, geniessen wir in der Fleischbrühe. Bei den vegetabilischen Nahrungsmitteln sucht die Zubereitung hauptsächlich die Celluloseumhüllungen zu erweichen oder zu entfernen. Bei den meisten Vegetabilien wird dies gleichfalls durch erhöhte Temperatur erreicht. Einem zusammengesetzteren Process werden die Cerealien unterworfen. Nachdem durch das Mahlen des Getreides die Stärke und ein Theil des Klebers, dessen grösserer Theil jedoch bei der Kleie zurückbleibt, im rohen Zustand gewonnen sind, wird aus dem Mehl durch Feuchtigkeit, Wärme und Ferment das Brod bereitet. In diesem ist die Stärke aufgequollen, ein Theil der Stärke ist in Zucker, und ein Theil des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure übergegangen.

Für die Hauptrepräsentanten der von dem Menschen benützten Nahrungsmittel lassen wir einige Analysen hier folgen.

In 100 Theilen:	Eidotter (nach Gobley)		Milch: Frauenmilch	Kuhmilch	Ziegenmilch	Eselsmilch
Wasser	51,48	Wasser	88,96	85,70	86,35	91,02
Feste Stoffe	48,51	Feste Stoffe	11,09	14,29	13,64	8,97
Albuminate (Vitellin)	15,76	Albuminate (Caseïn)	3,92	5,39	5,65	2,02
Fette (Palmitin u. Oleïn)	21,30	Fette	2,66	4,30	4,35	1,25
Phosphorhaltige Fette	8,42	Milchzucker	4,36	4,03	4,00	5,70 (Milchzucker u. Salze)
Salze	1,32	Salze	0,14	0,54	0,62	

Man sieht aus dieser Tabelle dass z. B. die Kuhmilch viel caseïn- und fettreicher, dagegen ärmer an Milchzucker ist als die Frauenmilch. Will man also die erstere in ihrer Zusammensetzung der letzteren nahe bringen, so muss man sie verdünnen und dann etwas Zucker zusetzen.

Animalische Nahrungsmittel

(nach einer Zusammenstellung Moleschott's).

In 1000 Theilen:	Fleisch von Säugethieren	Fleisch von Vögeln	Fleisch von Fischen	Leber der Wirbelthiere	Hühnereier	Milch
Wasser	728,75	729,83	740,82	720,06	735,04	861,53
Albuminate	174,22	202,61	137,40	128,20	194,34	39,43
Collagen	31,59	14,00	43,88	37,33	—	—
Fett	37,15	19,46	45,97	35,04	116,37	49,89
Kohlenhydrate	—	—	—	—	—	43,23
Extractivstoffe	16,90	21,11	16,97	65,26	3,74	—
Salze	11,39	12,99	14,96	14,06	10,51	5,92

Vegetabilische Nahrungsmittel.

In 1000 Theilen:	Getreidemehl (nach Payen)	Kartoffel (Durchschnittszahlen nach Liebig)	Runkelrüben (nach Horsford und Kroker)
Wasser	150,00	760	822,50
Eiweisskörper . . .	132,50	10	20,40
Stärke	606,80	180	—
Zucker, Dextrin . .	54,80	—	122,60
Cellulose	26,60	40	25,60
Fett	16,80	—	—
Salze	12,50	10	8,90

Aschenbestandtheile der Nahrungsmittel.

(In 100 Theilen)

	Ei (nach Poleck) Albumin	Ei (nach Poleck) Dotter	Frauenmilch (nach Wildenstein)	Ochsenfleisch (nach Stölzel)
Aschenprocente	0,6	1,3	0,4	4
Chlorkalium . .	41,29	—	26,33	10,22
Chlornatrium . .	9,16	—	10,73	—
Kali	2,36	8,9	21,44	35,94
Natron	23,04	5,1	—	—
Kalk	1,74	12,2	18,78	1,73
Bittererde . . .	1,60	2,07	0,87	3,31
Eisenoxyd . . .	0,44	1,45	—	0,98
Phosphorsäure .	4,83	69,53	19,00	34,36
Kohlensäure .	11,60	—	—	8,02
Schwefelsäure .	2,63	—	2,64	3,37
Kieselsäure . .	0,49	0,55	Spur	0,81

	Roggenmehl (nach v. Bibra)	Weizenmehl (nach v. Bibra)	Erbsen (nach Way u. Ogston)	Kartoffel (nach Moser)	Kohlblätter (nach Stammer)
Aschenprocente	1,97	0,47	2,61	5,06	18,54
Chlorkalium .	—	—	4,26	2,60	5,99
Chlornatrium .	—	—	4,14	3,00	6,66
Kali	38,44	36,00	40.84	64,55	9,31
Natron . . .	1,75	0,93	3,18	—	—
Kalk	1,02	2,80	6,18	1,79	30,31
Bittererde . .	7,99	8,23	6,63	3,96	3,62
Eisenoxyd . .	2,54	1,02	0,54	1,06	5,50
Phosphorsäure	48.26	52,01	32,73	18,06	9,43
Schwefelsäure .	—	—	5,58	4,24	10,63
Kieselsäure . .	—	—	1,26	0,79	9,57

Wie in der Zubereitung unserer Speisen, so folgen wir auch in der Art, wie wir die verschiedenen Nahrungsmittel mit einander combiniren, instinctiv der physiologischen Zweckmässigkeit. Jedes unserer Nahrungs-

mittel enthält die sämmtlichen Bestandtheile des Thierleibes, nur in verschiedenen Mengeverhältnissen. Albuminate, Fette, Kohlenhydrate und Salze führt das Fleisch so gut wie die Kartoffel. Trotzdem können wir ebensowenig von Fleisch wie von Kartoffeln allein leben. Um dort die zureichende Menge von Kohlenhydraten, hier von Albuminaten zu erhalten, würden wir von beiden Nahrungsmitteln Quantitäten bedürfen, welche unsere Verdauungsorgane nicht zu bewältigen im Stande sind. Derselbe Grund, der den Menschen nöthigt seine Nahrung künstlich zuzubereiten, weist ihn auf eine gemischte Nahrung an. Nur während der Säuglingsperiode genügt für den menschlichen Organismus ein einziges Nahrungsungsmittel, die Milch. Aber auch die Milch ist kein angemessenes Nahrmittel für den Erwachsenen. Die Erfahrung lehrt vielmehr, dass diesem eine gewisse Mischung verschiedener Nahrungsmittel am zuträglichsten ist. In der Art dieser Mischung und selbst in dem Mengeverhältniss der einzelnen einfachen Nahrungsstoffe bleibt theils der Willkür theils dem individuellen Bedürfniss ein gewisser Spielraum. Nach der Durchschnittsberechnung von Moleschott und Voit nimmt ein erwachsener, arbeitender Mann täglich zu sich:

	nach Moleschott	nach Voit
Albuminate	130 Gramme	133 Gramme
Fett	84 „	103 „
Kohlenhydrate . . .	404 „	324 „
Salze	30 „	— „
Wasser	2800 „	— „

Das Verhältniss der stickstoffhaltigen zu den stickstofffreien Bestandtheilen der Nahrung ist darnach annähernd 1 : 3,7. Der täglich aufgenommene Kohlenstoff berechnet sich zu 320, der Stickstoff zu 292 Grammen. Der Stickstoff verhält sich also zum Kohlenstoff der Nahrung etwa wie 1 : 15.

Die Zahlen Moleschott's sind auf normale Stoffwechseluntersuchungen verschiedener Beobachter, die Zahlen Voit's auf die Normalverpflegung der bayerischen Truppen gegründet. Auf die tägliche Ration der hessischen Truppen rechnete Liebig nur 75,74 Gr. Albuminate und 447,86 Gr. stickstofffreie Bestandtheile, und den mittleren Verbrauch von englischen Gefangenen bestimmte Playfair zu 60 Gr. Albuminaten und 430 Gr. Kohlenhydraten und Fetten.

Man sieht aus diesen Zahlen, denen sich noch mehr Beispiele anreihen liessen, dass der Gehalt der Nahrung an Albuminaten beträchtlicher variiren kann als die Menge der zugeführten stickstofffreien Bestandtheile.

Das Verhältniss der stickstoffhaltigen zu den stickstofffreien Bestandtheilen in einzelnen Nahrungsmitteln ist folgendes:

Frauenmilch	1 : 3	Weizenmehl	1 : 4,6
Linsen und Erbsen . .	1 : 2	Hafermehl	1 : 5
Hasenfleisch	1 : 2	Roggenmehl und Gerste	1 : 5,7
Ochsenfleisch	1 : 1,7	Kartoffeln	1 : 10
Schweinefleisch . . .	1 : 3	Reis	1 : 12
Kalbfleisch	1 : 1		

Da nun das Normalverhältniss in der Gesammtnahrung, wie wir oben gesehen haben, 1 : 3,7 ist, so folgt aus den einzelnen Zahlen dieser Tabelle schon, dass die Nahrung des Erwachsenen eine aus verschiedenen Nahrungsmitteln gemischte sein muss, wenn nicht ein Ueberschuss bei den Fleischsorten an Albuminaten, bei den Vegetabilien an Kohlenhydraten zugeführt werden soll. Da in dem einzigen Nahrungsmittel des Säuglings, in der Milch, das Verhältniss der stickstoffhaltigen und stickstofffreien organischen Bestandtheile 1 : 3 ist, so scheint der Säugling relativ mehr Albuminate als der Erwachsene zu bedürfen. Es spricht für diese Folgerung auch der Umstand, dass in dem Nahrungsmaterial des Vogelembryo, in dem Eidotter die Menge der stickstoffhaltigen Bestandtheile noch grösser ist (1 : 2). Die Erklärung dieser Thatsache hat nach unsern Betrachtungen über die Quellen der lebendigen Kräfte im Thierorganismus (§. 52) keine Schwierigkeit. Der Erwachsene schöpft diese Kräfte vorzugsweise aus der Verbrennung der stickstofffreien Körper; gegenüber dieser ist der Verbrauch der Albuminate ein geringer. Der sich entwickelnde Organismus dagegen bedarf der stickstoffreichen Bestandtheile zum Aufbau seiner Gewebe. Man sieht hieraus, wie irrthümlich und selbst verderblich das populäre Vorurtheil ist, das die Mehrzahl der Kinder zu einer amylumreichen und stickstoffarmen Kost verurtheilt.

Theils mit den Nahrungsmitteln theils neben denselben geniesst der Mensch eine Reihe von Substanzen, welche selbst zwar entweder gar keine oder wenig nährende Stoffe enthalten, trotzdem aber, in mässiger Menge genossen, theils auf den Verdauungsprocess theils auch auf das Gesammtbefinden eine günstige Wirkung zu äussern vermögen. Man bezeichnet solche Substanzen als Genussmittel. Manche Genussmittel werden den Nahrungsmitteln zugesetzt: abgesehen von ihrer Wirkung auf den Geschmack regen dieselben die Drüsen der Mundhöhle und des Magens zur Absonderung an und begünstigen so den Verdauungsprocess. Ausser den Gewürzen gehört zu diesen Genussmitteln das Kochsalz, das wir desshalb den Speisen in viel beträchtlicherer Menge zusetzen, als seine Function als Nahrungsmittel es erfordert. Auch die Ansäuerung der Speisen und die bei gewissen Zubereitungsweisen eintretende Bildung empyreumatischer Producte hat wohl eine ähnliche Bedeutung. Diesen accessorischen Genussmitteln steht eine Reihe anderer Substanzen gegenüber, die gleich den Nahrungsmitteln selbständig zubereitet und genossen werden, und die man daher vorzugsweise unter dem Namen der Genussmittel zu begreifen pflegt. Hierher gehören die geistigen Getränke, Kaffee, Thee, Chocolade, endlich der Tabak und andere narkotische Pflanzen und Pflanzenbestandtheile (Opium, Haschisch u. s. w.). Der in den geistigen Getränken enthaltene Alkohol kann sich durch seine Verbrennung innerhalb der Blutbahn an der Wärmebildung betheiligen, seine Hauptbedeutung hat er aber jedenfalls durch seine Wirkung auf das Gehirn und das Gefässsystem. Aehnlich verhält es sich mit den übrigen der genannten Genussmittel, auf deren eingehendere Erörterung wir hier verzichten müssen. Insoweit die Wirkungen ihrer Bestandtheile für die

Functionen des Nervensystems von Interesse sind, werden wir dort auf dieselben zurückkommen *).

§. 66. Hunger und Durst.

Das Nahrungsbedürfniss gibt sich in eigenthümlichen Empfindungen kund, die wir als Hunger und als Durst bezeichnen.

Die Empfindung des Hungers hat ihren Sitz im Magen, bei höheren Graden auch im Dünn- und Dickdarm und scheint von einer Erregung der sensibeln Nerven dieser Theile bedingt zu sein. Die Stillung des Hungers geschieht meistens sogleich mit der Anfüllung des Magens. Wo aber der Uebertritt der Speisen in den Dünndarm (durch Verengerungen des Pylorus) gehemmt ist, da kann das Hungergefühl auch nur theilweise gestillt werden. Dieselbe Wirkung wie durch die Anfüllung mit Speisen kann zuweilen durch Alcohol oder Narcotica (Opium, Tabak) oder durch die Anfnahme gänzlich unverdaulicher Massen erzielt werden. Ebenso schwindet der Hunger wieder bei ungewöhnlich langer Nahrungsentziehung, wahrscheinlich in Folge von Ermüdung der Magennerven. Bei Erkrankungen, namentlich bei abnormer Secretion der Magen- und Darmschleimhaut, ist der Hunger oft auf längere Zeit gänzlich unterbrochen. Nach diesen Thatsachen müssen wir als den Ort, von welchem aus hauptsächlich das Hungergefühl erregt und auch wieder gestillt wird, die peripherische Ausbreitung der sensibeln Magen- und Darmnerven, insbesondere der beiden Lungenmagennerven betrachten. Dagegen scheint es, dass auch Veränderungen welche das centrale Ende dieser Nerven treffen, das Hungergefühl bald anregen bald stillen können. Hierauf deutet sowohl der Einfluss psychischer Momente als auch der Umstand, dass durch Anfüllung des Magens mit unverdaulichen Massen das Hungergefühl zwar auf einige Zeit betäubt aber nicht dauernd befriedigt werden kann. Letzteres lässt sich nur erklären, wenn man annimmt, dass die mangelhaft Ernährung jener Centralpunkte der Magen- und Darmnerven eine Empfindung in denselben erregt, die peripherisch localisirt wird.

Nur wenn man voraussetzt, dass psychische Momente und Einwirkungen auf die centralen Enden der nervi vagi für die Hungerempfindung mitbestimmend sind, erklären sich die Resultate, die man nach Durchschneidung der nervi vagi erhalten hat. Brachet, Sédillot u A. fanden, dass Hunde mit durchschnittenen Lungenmagennerven nach wie vor Nahrung zu sich nehmen, und Longet vervollständigte diese Beobachtungen, indem er zeigte, dass gleichzeitige Durch-

*) Vergl. Rochleder, Genussmittel und Gewürze, Wien 1852. Voit, über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbewegungen auf den Stoffwechsel, München 1860.

schneidung der Geschmacksnerven nichts an diesem Resultat ändert*). Wären nun bloss peripherische Erregungen bestimmend für das Hungergefühl, so müsste dieses offenbar nach der Durchschneidung auf immer verschwinden. Eben so wenig ist es jedoch gerechtfertigt den Hunger als ein Gefühl des Ernährungsmangels zu betrachten, das in allen Empfindungsnerven seinen Sitz habe. Der Umstand, dass jenes Gefühl immer im Magen und Darm sich peripherisch localisirt, deutet vielmehr bestimmt an, dass dasselbe allein im Bereich der hierzu gehörigen Empfindungsnerven entspringen kann.

Der Durst ist eine rein locale Empfindung der hinteren Schlundwand, welche in der Eintrocknung der Schleimhaut, beziehungsweise der dieselbe versorgenden sensibeln Nerven (vagus, trigeminus, glossopharyngeus) ihren Grund hat. Diese Wasserentziehung kann entweder örtlich bedingt sein (durch Entzündung, durch einen trockenen Luftstrom), oder sie kann von einer ungenügenden Wasserzufuhr zum Blute herrühren. Der Durst tritt daher vorzugsweise ein bei einem relativen Wassermangel der Nahrung, d. h. bei einer Nahrung, die im Verhältniss zu den festen Bestandtheilen, namentlich zu den Salzen, nicht die genügende Quantität Wasser enthält. Unmittelbar, aber bloss vorübergehend gestillt wird das Durstgefühl durch Befeuchtung der Rachenschleimhaut; dauernd gestillt wird es nur durch genügende Wasserzufuhr zum Blute, sei es dass dieselbe vom Magen und Darm aus oder durch directe Einspritzung in die Venen geschieht.

Hunde, denen man beiderseits den Glossopharyngeus und den Halstheil des Vagus durchschnitten hat, fahren zwar nach der Operation fort Wasser zu saufen. Hieraus kann jedoch noch nicht geschlossen werden, dass jene Nerven zur Durstempfindung in keiner Beziehung stehen, da vom Vagus hoch oben Nervenfäden zum Schlundkopfe abgehen und letzterer ausserdem theilweise vom Trigeminus Fäden empfängt.

3. Der Mechanismus der Verdauung.

§. 67. Verarbeitung der Speisen in der Mundhöhle.

Die mechanische Verarbeitung der Nahrung geschieht hauptsächlich in der Mundhöhle, wo sie die Vorbereitung des ganzen Verdauungsgeschäftes bildet. Der Bissen wird zunächst von den meisselförmigen Schneidezähnen und von den Eck- oder Reisszähnen ergriffen, welche die erste Zertheilung desselben zu Stande bringen. Durch die Zunge wird dann der Bissen unter die Backzähne der einen Seite geschoben, um hier durch die Bewegungen des Unterkiefers am Oberkiefer vollends auf das Feinste zertheilt zu werden. Unterstützt wird diese mechanische

*) Longet, Anatomie und Physiologie des Nervensystems, übersetzt von Hein, Bd. 2.

Verarbeitung durch den Erguss des Speichels, der in Folge des Reizes, den die Zerkauung des Bissens auf die Mundhöhlenschleimhaut ausübt, in reichlicher Menge aus den Speichel- und Schleimdrüsen der Mundhöhle ergossen wird und den Bissen durchfeuchtet.

Den wichtigsten Antheil an der Verarbeitung des Bissens in der Mundhöhle haben die Unterkieferbewegungen und die Zungenbewegungen. Der Unterkiefer kann theils nach unten und oben theils in horizontaler Richtung bewegt werden. Durch die erstere Bewegung werden die beiden Zahnreihen abwechselnd von einander entfernt und gegen einander gepresst, bei der letzteren Bewegung reiben sich die beiden Zahnreihen an einander. Die Bewegung nach unten wird durch eine weit schwächere Muskulatur vermittelt als die Bewegung nach oben, diese geschieht daher mit bedeutenderem Kraftaufwand, während bei jener der Unterkiefer mehr passiv herabfällt. Die allseitige Bewegung des Unterkiefers ist durch die eigenthümliche Beschaffenheit seines Gelenkes ermöglicht. Die Gelenkrolle des Unterkiefers bewegt sich nämlich nicht in einer Gelenkpfanne, sondern auf einer zweiten Gelenkrolle (dem tuberculum articulare). Beide Gelenkrollen haben eine Bandscheibe zwischen sich, die für jede eine Art Gelenkpfanne bildet und so das ganze Gelenk eigentlich in zwei Gelenke trennt. Bei der Oeffnung des Mundes geschieht eine Bewegung nach vorn um die Axe des oberen Gelenks und eine Bewegung nach hinten um die Axe des untern Gelenks, d. h. die Bandscheibe dreht sich auf dem tuberculum articulare nach vorn, und der Gelenkkopf des Unterkiefers dreht sich auf der untern Pfanne der Bandscheibe nach hinten. Bei der Schliessung des Mundes haben beide Bewegungen die entgegengesetzte Richtung. Die Drehung im obern Gelenk bewirkt, dass bei jeder Oeffnung des Mundes zugleich der Kiefer nach vorwärts rückt, wodurch beim nachherigen Schliessen des Mundes die Zahnreihen unmittelbar mit ihren schneidenden Kanten auf einander treffen können, während sonst die untere Zahnreihe gegen die obere zurückstehen würde; ausserdem werden durch jenes Vorwärtsrücken des Kiefers die zwischen Kiefer und Wirbelsäule liegenden Weichtheile vor der Zusammenpressung geschützt. Die Bewegung nach vorn bleibt allein übrig, wenn die Drehungen in beiden Gelenken gleich gross sind und daher gegenseitig sich aufheben; ist der Unterkiefer nach vorn bewegt, so kann er dann auch in weiterem Umfang seitlich verschoben werden.

Die Bewegung des Unterkiefers nach unten geschieht durch den Geniohyoideus, Mylohyoideus und den vordern Bauch des Digastricus, also durch lauter Muskeln, die vom Zungenbein entspringen, es wird daher gleichzeitig bei jenen Bewegungen das Zungenbein durch die sich an ihm inserirenden Muskeln (Omo-, Sterno- und Thyreohyoideus) nach unten fixirt. Die Bewegung des Unterkiefers nach oben geschieht durch den Masseter, Temporalis und Pterygoideus internus, die Bewegung nach vorn durch die beiden Pterygoidei, endlich die seitliche Be-

wegung durch den Pterygoideus externus der entsprechenden Seite. Man hielt früher das Kiefergelenk für ein einziges Charnier, dessen Gelenkgrube hinter dem tuberc. articulare gelegen sei. Erst W. Henke hat den wahren Mechanismus dieses Gelenkes dargethan *).

Der Unterkiefer wird in dem Kaugeschäft wesentlich durch die Bewegungen der Zunge unterstützt. Die Zunge kann als Ganzes durch die Muskeln, welche sie mit dem Zungenbein, dem Unterkiefer und dem Schläfenbein verbinden, nach allen Richtungen bewegt werden, ausserdem aber kann sie durch die in ihrer Substanz liegenden Längs- und Quermuskeln auf die mannigfachste Weise ihre Gestalt verändern. Die Zunge schiebt den in die Mundhöhle gelangten Bissen zwischen die Zahnreihen und verhindert durch ihr Anpressen sein Zurückfallen in die Mundhöhle. Die Zunge functionirt hierbei ebensowohl als Bewegungs- wie als Tastorgan. Als letzteres prüft sie die Beschaffenheit des Bissens, um ihn, sobald er genügend zerkaut ist, zum Schlingen in die Mundhöhle zuzulassen. Beim Einsaugen von Flüssigkeiten legt sich die Zunge zwischen die vorderen Gaumenbögen und schliesst dadurch die Luft der Rachen- und Nasenhöhle ab.

Die Bewegung der Zunge nach unten und vorn wird durch den Hyoglossus und Genioglossus, die Bewegung nach oben und hinten durch den Styloglossus vermittelt. Diese Bewegungen geschehen zugleich seitlich, sobald nur der Muskel der einen Seite wirkt. Die Gestaltänderungen der Zunge sind vorzüglich von den in ihrer eigenen Substanz liegenden Longitudinalis und Transversus linguae abhängig. Gleichzeitige Contraction der Längs- und Querfasern macht die Zunge hart und dick, bei blosser Contraction der Querfasern verlängert sie sich, bei blosser Contraction der Längsfasern verkürzt sie sich und wird breiter. Wenn bloss die obern Querfasern sich verkürzen, so wird der Zungenrücken hohl, wenn die untern sich verkürzen, so wird er gewölbt. Wenn bloss die obern Längsfasern sich verkürzen, so wird die Zungenspitze gehoben, wenn die untern sich verkürzen, so wird sie gesenkt. Das nervöse Centralorgan für die Kaubewegungen liegt nach Schröder van der Kolk in der medulla oblongata, und zwar in den Oliven. Die Nervenfasern der Kaumuskeln gehören der motorischen Wurzel des Trigeminus an.

§. 68. Mechanismus des Schluckens.

Der zerkleinerte Bissen sammelt sich auf dem ausgehöhlten Zungenrücken. Indem die Zunge mit ihrem vordern Theil, namentlich mit ihrer Spitze an den harten Gaumen andrückt, wird dann der Bissen zwischen die Bögen des weichen Gaumens geschoben. Nun schliessen sich alsbald die beiden Schenkel des vordern Gaumenbogens an einander an und verhindern dadurch die Rückkehr des Bissens in die Mundhöhle. Ebenso

*) Henke, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R., Bd. 8. Vergl. auch Langer, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 39.

nähern sich die Schenkel des hintern Gaumenbogens, indem sie in ihrem oberen Theil das Zäpfchen zwischen sich fassen. Zugleich wird durch die Heber des Gaumens das ganze Gaumensegel nach oben gezogen, so dass es horizontal ausgespannt sich nach hinten bis an die Schlundkopfwand erstreckt und den Zugang zur Nasenhöhle vollkommen abschliesst. Sodann nähert sich der Kehlkopf dem Zungenbein und wird mit dem Zungenbein nach vorn und oben gegen den Unterkiefer hin gezogen. Der Eingang zum Kehlkopf wird durch den Kehldeckel in Folge der Contraction der an letzterem befestigten Muskeln verschlossen. Sobald hierauf der Bissen über die Zungenwurzel gleitet, wird der Schlundkopf gehoben, die Schlundschnürer contrahiren sich, und es wird durch die sich hieran schliessende peristaltische Zusammenziehung der Speiseröhe der Bissen in den Magen gefördert.

Der grösste Theil der Schluckbewegungen ist dem Willen entzogen. Nur der Anfang derselben geschieht willkürlich. Ist aber einmal der Bissen durch die Contraction des vordern Gaumenbogens von der Mundhöhle abgeschlossen, so kann der Eintritt der weiter folgenden Bewegungen nicht durch den Willen aufgehalten werden.

Man kann den ganzen Mechanismus des Schluckens in drei Acte trennen. Im ersten Act gelangt der Bissen bis hinter den vordern Gaumenbogen. Im zweiten tritt er durch den Schlund in den Anfang des Oesophagus. Im dritten gelangt er durch den Oesophagus in den Magen. Es umfasst also der erste Act den Aufenthalt des Bissens in der Mundhöhle, der zweite seinen Aufenthalt im Schlund und der dritte seinen Aufenthalt in der Speiseröhre. Im ersten Act ist ausschliesslich die Muskulatur der Zunge, im dritten die Muskulatur des Oesophagus wirksam. Dagegen ist im zweiten Act die Muskelwirkung eine sehr zusammengesetzte. Durch die Glossopalatini werden die vordern, durch die Pharyngopalatini die hintern Gaumenbögen geschlossen, durch den Levator und den Circumflexus palati wird das Gaumensegel nach oben befestigt. Durch den vordern Bauch des Digastricus, den Genio- und Mylohyoideus wird, während der Unterkiefer durch die Contraction der Kaumuskeln fixirt ist, das Zungenbein nebst dem Kehlkopf nach oben gezogen, durch den Hyothyreoideus wird noch weiter der Kehlkopf dem Zungenbein genähert, und endlich durch Thyreo- und Aryepiglotticus der Kehlkopfeingang geschlossen. Stylo- und Salpingopharyngeus heben den Schlundkopf nach oben, und die Constrictores pharyngis endlich fördern den Bissen in den Anfang der Speiseröhre.

Eine genauere Einsicht in den Mechanismus des Schluckens hat zuerst Dzondi, vorzüglich gestützt auf die anatomische Zergliederung der Theile, gegeben. Seine Schlüsse sind durch Czermak's Beobachtungen mit Hülfe des Kehlkopfspiegels grossentheils bestätigt worden. Letzterer hat namentlich den Mechanismus des Kehlkopfverschlusses erforscht. In Fällen, in denen der Kehldeckel fehlte, sah er einen vollständigen Verschluss durch Verengerung der Stimmritze zu Stande kommen. Die Thatsache, dass der zweite und dritte Schluckact vollkommen unwillkürlich erfolgen, erklärt sich aus der reflectorischen Natur dieser Bewegungen. Ludwig und Wild haben dies durch den Versuch bestätigt, indem sie an bewusstlos gemachten Thieren bei Reizung des Gaumensegels oder der Pharynxwand Schluckbewegungen beobachteten. Sein nervöses

Centrum hat der Mechanismus des Schluckens, gleich den Kaubewegungen, in den Oliven. Die Nerven der am Schluckact betheiligten Muskeln stammen theils vom Trigeminus theils vom Pharyngealgeflecht *).

§. 69. Bewegungen des Magens.

Der Magen, der im leeren Zustand seine grosse Krümmung nach unten kehrt, dreht sich, wenn er angefüllt wird, indem sich die grosse Krümmung nach vorn, die kleine nach hinten wendet. Diese Bewegung ist allein von der Anfüllung des Magens abhängig, indem dieser bei seiner Ausdehnung seine grösste Oberfläche derjenigen Seite des Bauchraumes zukehren muss, wo sich der geringste Widerstand befindet, d. h. der vordern Bauchwand. Die Anfüllung übt weiterhin auf die Magenwände eine wahrscheinlich reflectorische Wirkung aus, die erstens in dem festen Anschliessen des Magens um seinen Inhalt, zweitens in regelmässigen, von der Cardia gegen den Pförtner fortschreitenden Bewegungen und drittens in der Verengerung des Pylorus und der ihm angrenzenden Theile der Magenhöhle sich äussert. Die fortschreitenden Bewegungen, die von der Cardia zum Pförtner verlaufen, sind, wie es scheint, am stärksten längs der grossen Curvatur. Die Speisen, die in den Blindsack des Magens herabgefallen sind, bewegen sich daher zuerst längs der grossen Curvatur gegen den Magenpförtner. So lange die Speisen noch wenig verflüssigt sind, veranlasst der Reiz, den sie beim Andringen an den Pförtner ausüben, reflectorisch die Contraction der hier angehäuften Kreismuskelfasern (des sphincter pylori), und der Bissen kehrt daher längs der kleinen Curvatur wieder gegen die Cardia zurück. So machen also die Speisen innerhalb des Magens eine Art von Kreisbewegung, bis sie durch den Pförtner in den Zwölffingerdarm gelangen. Je länger der Magen angefüllt ist, um so mehr erschlafft aber zeitweise der Pylorus, so dass zuletzt auch die festen und unlöslichen Theile des Mageninhalts durch ihn hindurchtreten. Man bezeichnet am Magen, wie auch an den Därmen, die von oben nach unten fortschreitenden Bewegungen als peristaltische, die in umgekehrter Richtung verlaufenden als antiperistaltische Bewegungen. Die eigenthümliche Circulation der Speisen in der Magenhöhle wird vermittelt theils durch die peristaltische Bewegung, die von der Cardia gegen den Pförtner verläuft, theils durch die Einschnürung des Pförtners, welche sich in antiperistaltischer Form über die rechte Magenhälfte fortpflanzt. Der Magen empfängt vom Vagus und vom Splanchnicus Nervenfäden. Die

*) Dzondi, die Functionen des weichen Gaumens. Halle 1831. Czermak, der Kehlkopfspiegel, 2. Aufl. Leipzig 1863. Wild, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 5. Schröder v. d. Kolk, Bau u. Functionen der med. spinalis u. oblongata. Braunschweig 1858.

Betheiligung dieser beiden Nerven an den Magenbewegungen ist noch nicht vollständig ermittelt. Reizung des Splanchnicus oder des Sympathicus hat keinen bemerkbaren Einfluss; Reizung des Vagusstammes bewirkt dagegen starke Magenbewegungen. Uebrigens dauern die normalen Contractionen nach der gleichzeitigen Durchschneidung des Vagus und Splanchnicus fort. Hieraus ist zu schliessen, dass der Magen ausserdem seine eigenen motorischen Centra besitzt, und man wird die zahlreichen, in der Bindegewebsschichte befindlichen Ganglien wohl als solche betrachten können.

Dass die Speisen in der oben angegebenen Weise gegen den Pylorus hin und von dem Pylorus zurück circuliren, hat Beaumont bei einem Menschen mit einer Magenfistel an den Bewegungen beobachtet, die einem in die Magenhöhle gehaltenen Stäbchen mitgetheilt wurden. Die Art und Weise der Bewegungen des Magens ist noch nicht genügend aufgeklärt. Magendie und neuerdings Schiff haben angegeben, dass neben der peristaltischen eine antiperistaltische Bewegung vorkomme, die sich nach dem Letzteren nur über die rechte Magenhälfte erstreckt. In der That scheint auch allein hierdurch die von Beaumont beobachtete Circulation der Speisen erklärt werden zu können. Doch sind gegen diese wie auch gegen die Annahme einer Antiperistaltik Zweifel erhoben worden, und hat man hinsichtlich der letzteren namentlich eingewandt, dass die nach Eröffnung der Bauchhöhle am Magen sichtbaren Bewegungen keinen sicheren Schluss auf die normalen Bewegungen während des Lebens erlauben *).

Da der Splanchnicus für die Bewegungen der Därme Hemmungsnerv ist, so liegt die Vermuthung nahe, dass derselbe in Bezug auf den Magen eine ähnliche Function habe. Es ist jedoch bis jetzt nicht möglich gewesen, dies nachzuweisen. Hat man den Magen durch Vagusreizung in Contractionen versetzt, so bleiben diese nach eintretender Splanchnicusreizung fortbestehen (O. Nasse). Die Angaben einiger Beobachter, dass Reizung des Sympathicusstammes (Schiff) oder des ersten Brustganglions (Bernard) Magen- und Darmbewegungen veranlassen, sind wahrscheinlich durch das Uebergehen von Stromschleissen auf den nahe liegenden Vagus veranlasst worden**).

§. 70. Bewegungen der Därme.

Die Bewegungen der dünnen Därme bestehen in regelmässig von oben nach unten fortschreitenden Contractionen, die mit dem Eintritt der in dem Magen veränderten Speisen in den Dünndarm, 4—6 Stunden nach der Mahlzeit, beginnen. Bei dem Eröffnen der Bauchhöhle werden die Bewegungen bedeutend stärker und zugleich, wie es scheint, unre-

*) Beaumont, experiments and observations on the gastric juice. Boston 1834. Schiff, Archiv der Heilkunde, Bd. 2. Donders, Physiologie, Bd. 1.

**) Schiff, Moleschott's Untersuchungen, Bd. 8 Bernard, leçons de physiol. expér. II, Paris 1856. O. Nasse, Beiträge zur Physiologie der Darmbewegung. Leipzig 1866.

gelmässiger. Ob auch antiperistaltische Bewegungen vorkommen, ist noch zweifelhaft. Neben dieser Bewegung, die in der Form einer ringförmigen Einschnürung von oben nach unten fortschreitet, und durch die bloss der Darminhalt weiter gefördert wird, zeigt der Dünndarm noch eine Bewegung seiner einzelnen Abschnitte gegen einander, wodurch die Lage der Darmwindungen sich manchfach verändert. Die erstgenannte Bewegung wird durch die Kreismuskelfasern des Darmrohrs, die letztgenannte Bewegung durch die Längsmuskelfasern desselben bewirkt.

Die Bewegungen des Darms sind von dem nervus vagus, dem nervus splanchnicus und zwei mit zahlreichen Ganglien versehenen Nervengeflechten abhängig, von denen sich eines in der Bindegewebsschichte (Meissner'scher Plexus), das andere zwischen den beiden Muskellagen (Auerbach'scher Plexus) befindet. Die peristaltischen Bewegungen, die man leicht mittelst directer mechanischer oder elektrischer Reizung des Darmes hervorrufen oder verstärken kann, beruhen wahrscheinlich zunächst auf der Erregung jener im Darm gelegenen Ganglien. Von grossem Einfluss auf die Bewegungen ist die Bluterfüllung der Darmgefässe. Anämie sowohl wie Hyperämie, namentlich arterielle Hyperämie wirkt erregend. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die normale Peristaltik, die bei der Erfüllung des Darms mit Speisen eintritt, zunächst durch die Hyperämie des Darms veranlasst ist, die stets den Verdauungsprocess begleitet. Die so von den Darmganglien aus eingeleitete Peristaltik kann nun aber durch die Erregung des Vagus und Splanchnicus in verschiedener Weise modificirt werden. Der Vagus ist Bewegungsnerv des Dünndarms, seine Reizung erregt oder verstärkt die Peristaltik. Der Splanchnicus ist nach Pflüger's Entdeckung Hemmungsnerv: seine Reizung bringt die Bewegungen zum Stillstand und hebt die erregende Wirkung des Vagus auf. Es steht nicht zu bezweifeln, dass dieser Antagonismus der beiden den Darm versorgenden Nerven seine grosse physiologische Bedeutung hat. Durch den Vagus steht der Darm in Beziehung zu den höheren Centralorganen. Die vermehrten Darmbewegungen, die z. B. in Folge psychischer Affecte beobachtet werden, beruhen ohne Zweifel auf Erregung des Vagus. Die durch letztere bewirkte Peristaltik kann aber gehemmt werden in Folge gleichzeitiger Reizungszustände im Ursprungsgebiete des Splanchnicus. So sehen wir den Mechanismus der Darmbewegungen im Ganzen von einem ziemlich complicirten, bis jetzt leider erst unvollständig erforschten Zusammenwirken nervöser Centralorgane abhängig.

Schiff hat zuerst beobachtet, dass eine durch Compression der Aorta abdominalis herbeigeführte Anämie des Darms die peristaltischen Bewegungen vermehrt. O. Nasse hat dieser Thatsache die andere hinzugefügt, dass eine durch Blutinjection in die Aorta bewirkte arterielle Hyperämie eine noch beträchtlichere Steigerung der Bewegungen erzeugt. Bei venöser Hyperämie durch Compression

der Vena portarum wird ebenfalls zuweilen eine schwache Zunahme der Peristaltik beobachtet: dieselbe verschwindet aber bei gesteigerter Hyperämie und macht einem völligen Stillstande Platz. Die verschiedenen Beobachter haben zum Theil abweichende Erklärungen von diesen Erscheinungen gegeben. Die Wirkung der arteriellen Hyperämie dürfte aus einer durch den Blutsauerstoff gesetzten Erregung, die Wirkung der gesteigerten venösen Hyperämie aus einer von der Kohlensäure ausgehenden Lähmung der Darmganglien abzuleiten sein. Dass kohlensaures Gas die Peristaltik hemmt, hat O. Nasse beobachtet, und für die erregende Wirkung des Sauerstoffs spricht die heftige Peristaltik, die beim Lufteintritt in die Bauchhöhle beginnt. Möglicher Weise wirken jedoch im letzteren Fall noch andere Momente mit, so die Erniedrigung der Temperatur (Calliburcès) und vielleicht die Circulationsstörung (Schiff). Dass ausser der Hyperämie auch die Abschneidung der Blutzufuhr die Ganglien erregt ist eine Thatsache, die vollkommen der Wirkung der Anämie auf die höheren Centralorgane entspricht. (S. die Physiologie der Centralorgane.)

Ausser den peristaltischen Bewegungen nahm man früher auch antiperistaltische Bewegungen der Därme an. Ohne sich dabei auf Beobachtungen zu stützen, glaubte man derartige Bewegungen in jenen pathologischen Fällen voraussetzen zu müssen, in welchen der Darminhalt in den Magen zurücktritt und dann erbrochen wird. Diese Erscheinung nöthigt aber noch nicht zu jener Annahme. Eine Rückwärtsbewegung des Darminhaltes kann nämlich in Folge peristaltischer Bewegungen stattfinden, sobald sich der Bewegung nach unten ein Hinderniss entgegenstellt, sobald also der Darm an einer Stelle verstopft oder gelähmt ist. Die Frage, ob überhaupt antiperistaltische Bewegungen am Darm vorkommen, ist daher als noch unentschieden zu betrachten. Dem lähmenden Einfluss der Kohlensäure steht die Wirkung mehrerer specifischer Nervengifte gegenüber, von denen die einen (Nicotin, Schwefelcyankalium) direct lebhafte Darmbewegungen verursachen, während andere (Opium, Säuren) bloss die Erregbarkeit für Reize erhöhen. Am stärksten unter ihnen wirkt das Nicotin, das eine Art Tetanus des ganzen Darmes hervorrufen kann. Auch diese Substanzen greifen offenbar direct die Darmganglien an, da die Durchschneidung des Vagus und Splanchnicus die Wirkung nicht alterirt. Die angeführten Thatsachen machen es mindestens wahrscheinlich, dass auch die nächste Ursache der normalen Peristaltik in directen Erregungen der Darmganglien gesucht werden muss. Die jetzt geläufige Erklärung für diese Peristaltik, wornach sie reflectorisch in Folge der Reizung der Darmschleimhaut durch den Speiseinhalt zu Stande kommen soll, ist überdies durch die Beobachtung widerlegt, dass Reizungen der Darmschleimhaut ausser der Verdauungszeit keine Peristaltik zur Folge haben (Ludwig und Schwarzenberg).

Die durch Pflüger entdeckte hemmende Wirkung des Nervus splanchnicus haben einige Beobachter nicht in allen Fällen bestätigt gesehen. So fanden Ludwig und Kupffer, dass beim todten Thier Reizung des Splanchnicus häufig nicht Stillstand, sondern Bewegung des Darms verursacht. Nach Lister soll überhaupt jede schwache Reizung der Splanchnici erregend wirken. Es muss künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben zu entscheiden, ob hier Stromschleifen auf den Vagus die Beobachtung trübten (Pflüger), oder ob der Splanchnicus neben seinen hemmenden auch erregende Fasern enthält, die vielleicht langsamer als die ersteren absterben (O. Nasse)*).

*) Schwarzenberg, Zeitschr. f. rat. Med. N. F. Bd. 7. Schiff, Lehrbuch

Die Bewegungen der dicken Därme unterscheiden sich von den Bewegungen des Dünndarms theils durch ihren langsamen Verlauf, theils dadurch, dass Lageveränderungen der Därme gegen einander wegen des festeren Dickdarmgekröses kaum stattfinden. In Folge der langsameren Peristaltik und des Widerstands, welchen die Falten des Colon (die plicae sigmoideae) der Bewegung entgegensetzen, halten sich die in den Dickdarm übergetretenen Speisereste hier eine verhältnissmässig lange Zeit auf. Während die Bewegung durch den Dünndarm in höchstens 2—3 Stunden beendigt ist, dauert sie durch den Dickdarm 12—24 Stunden. Ein beträchtlicher Theil dieser Zeit kommt auf den Aufenthalt im Blinddarm, in welchem die aus dem Dünndarm übertretenden ziemlich dünnflüssigen Massen sich ansammeln und eine festere Consistenz gewinnen, die dann bei der Bewegung durch das Colon in Folge des Aufenthaltes in den Zellen des letzteren weiter zunimmt. Reizung der Splanchnici hat keinen Einfluss auf die Dickdarmbewegungen; Reizung der Vagi wirkt erregend auf dieselben *).

Die Entleerung der Fäces kann durch die blosse Contraction der kräftigen Kreis- und Längsmuskelfasern des Mastdarms erfolgen, indem dieselben den Widerstand der glatten und quergestreiften Muskelfasern, welche den After verschliessen, überwinden. Meistens aber wird die Wirkung der Mastdarmmuskeln durch die Contraction des Levator ani sowie der Bauchmuskeln und des Zwerchfells, die sogenannte Bauchpresse, unterstützt. Die letztere wirkt, indem sie durch Verengerung der Bauchhöhle einen Druck auf den Mastdarm ausübt.

Die unterste Partie der Mastdarmschleimhaut besitzt Sensibilität und vermittelt daher das Gefühl des Stuhldrangs Das Andringen der Fäces gegen den Anus macht zunächst den aus glatten Fasern bestehenden und der Willkür entzogenen Sphincter ani internus erschlaffen, während der quergestreifte Sphincter externus noch durch den Willen contrahirt bleibt. In Folge des kräftigen Widerstandes dieses Sphincter kann die Fäcalmasse zuweilen die umgekehrte Bewegung einschlagen und daher der Stuhldrang eine Zeit lang aufhören. Die Verengerung, welche die Bauchhöhle durch die Bauchpresse erfährt, ist eine durchaus allseitige. Von oben nach unten und zugleich etwas nach vorn drückt vermöge seiner Faserrichtung das Zwerchfell, gerade von vorn nach hinten drückt der quere Bauchmuskel, schräg von unten nach oben und hinten wirkt der äussere, und schräg von oben nach unten und hinten der innere schiefe Bauchmuskel.

der Physiologie, Bd. 1. Pflüger, über ein Hemmungsnervensystem für die Bewegungen des Dünndarms, Berlin 1857. Ludwig und Kupffer, Wiener Sitzungsber. Bd. 25. Lister, proceeding of the royal society, 1858. O. Nasse, a. a. O. Caliburcès, compt. rend. 1857.

*) Budge, nova acta acad. Leop. carol. vol. XXVII.

3. Der Chemismus der Verdauung.

A. Verdauung in der Mundhöhle.

§. 71. Structur der Mundhöhle.

Die Schleimhaut der Mundhöhle ist ausgezeichnet durch ihren Reichthum an Gefässen und Nerven sowie an Papillen mit Gefässschlingen und Nervenendigungen. Durch ihre beträchtliche Dicke und das Epithel aus abgeplatteten Zellen (Pflasterepithelzellen) nähert sie sich in der Structur der sich continuirlich in sie fortsetzenden äusseren Haut. Die absondernden Drüsen, die in und unter der Mundhöhlenschleimhaut sich finden, haben sämmtlich die acinöse Form, sie bestehen aus traubenförmig angehäuften Endbläschen, deren Ausführungskanälchen sich zu einem grösseren Gang vereinigen, der die Schleimhaut durchbohrt und in die Mundhöhle einmündet. (Fig. 20.) Die einzelnen Drüsenbläschen oder Alveolen sind von kleinen rundlichen Zellen mit feinkörnigem Protoplasma so erfüllt, dass nur ein enger centraler Raum in jedem Bläschen und feine Spalten zwischen den einzelnen Zellen übrig bleiben. Aussen ist die glashelle Membran der Alveolen von einem Blutgefässnetz umgeben, dessen Capillarausbreitung Spalträume durchsetzt, welche die Anfänge von Lymphgefässen darstellen. Man bezeichnet die kleineren acinösen Drüsen der Mundhöhle als Schleimdrüsen, die grösseren als Speicheldrüsen. Die **Schleimdrüsen**, die höchstens 2 Linien im Durchmesser haben, befinden sich im Bindegewebe unter der Schleimhaut besonders an einzelnen Stellen angehäuft: so um den Mund herum (glan-

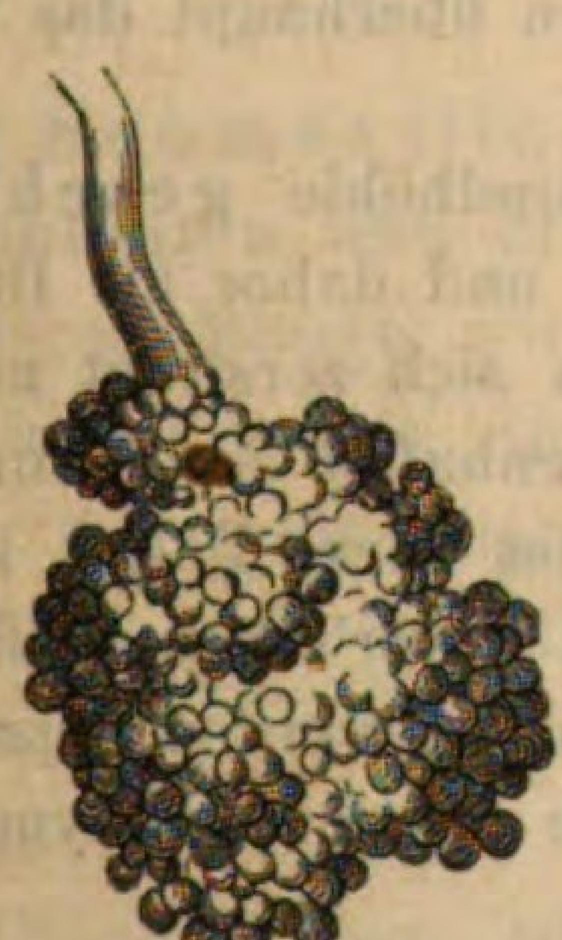


Fig. 20.

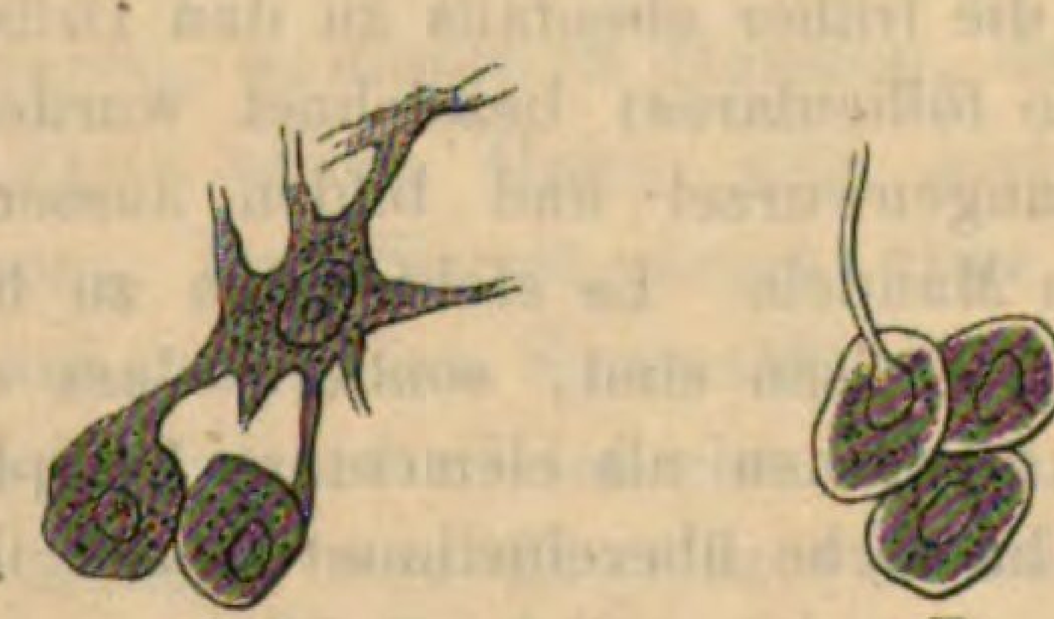


Fig. 21.

dulae labiales), an der Wange (glandulae buccales), am weichen und hintern Theil des harten Gaumens (glandulae palatinae), an der Wurzel und an den Rändern der Zunge (glandulae linguales). Die **Speicheldrüsen** (Parotis, Submaxillaris und Sublingualis) unterscheiden sich von den kleinen Schleimdrüsen nur durch ihre Masse und durch die Grösse ihrer Ausführungsgänge, welche letztere eine dickere Bindege-

websumhüllung (der duct. Whartonianus sogar mit Muskelfasern) und ein einfaches Cylinderepithelium besitzen.

Jede Speicheldrüse erhält zweierlei Nervenfasern: sympathische und Gehirnfasern. Die sympathischen Fasern begeben sich theils mit den Gefässen zur Drüse, theils kommen sie aus den nahe liegenden Ganglien (dem Ohrknoten, dem Unterkiefer- und Zungenganglion) hervor. Wahrscheinlich bilden alle diese Ganglien peripherische Reflexorgane für die Speichelsecretion; doch ist dies erst bei den Submaxillarganglien direct erwiesen worden. Die Gehirnfasern entstammen dem Facialis, zu einem kleinern Theil dem Trigeminus, und treten durch die Chorda tympani zu den drei Drüsen. Innerhalb der Drüsensubstanz begeben sich dunkelrandige (wahrscheinlich cerebrale) Nervenfasern in die Alveolen und verlaufen zwischen den Drüsenzellen, um schliesslich als nackte Axencylinder die Zellenwandung zu durchbohren und in dem Kern zu endigen (Fig. 21 B); andere, meistens blassere (sympathische) Nervenfasern dagegen münden zunächst in dem Protoplasma einer vielstrahligen Zelle, welche vollständig den Charakter einer Nervenzelle besitzt, worauf erst diese letztere durch einen kurzen Fortsatz mit dem Protoplasma einer Speichelzelle in Verbindung tritt (A). Auch die Cylinderepithelzellen der Ausführungsgänge stehen mit nervösen Elementen in Verbindung. Aus jeder Cylinderzelle entspringen nämlich an der dem Lumen abgekehrten Seite eine Menge der feinsten varicösen Fasern, welche mit Nervenfasern zusammenhängen.

Die Verbreitung der Blut- und Lymphgefässe ist von Gianuzzi, die Nervenendigung von Pflüger erforscht worden. Beider Untersuchungen beziehen sich jedoch zunächst nur auf die Unterkieferdrüse. Ob, wie zu vermuthen, in den andern Speicheldrüsen sowie in den acinösen Drüsen überhaupt das Verhalten ein ähnliches sei, muss noch näher erwiesen werden*).

Neben den Speicheldrüsen finden sich in der Mundhöhle geschlossene Bälge, die früher ebenfalls zu den Drüsen gerechnet und daher als Balgdrüsen (glandulae folliculares) bezeichnet wurden. Sie finden sich zerstreut namentlich an der Zungenwurzel und bilden ausserdem in massenhafter Anhäufung die so genannten Mandeln. Es steht kaum zu bezweifeln, dass diese Bälge keine absondernden Drüsen sind, sondern dass sie gleich den Peyer'schen Follikeln und den Milzkörperchen als elementare Lymphdrüsen betrachtet werden müssen, womit die Thatsache übereinstimmt, dass ihre Oberfläche von einem Lymphgefässnetz umsponnen ist. (Siehe §. 93).

§. 72. Secrete der Mundhöhle.

Das Mundsecret ist eine wässerige, meistens etwas getrübte Flüssigkeit. Diese Trübung rührt her theils von Epithelzellen der Schleim-

*) Gianuzzi, Berichte der kgl. sächs. Ges. d. W. 1865. Pflüger, die Endigungen der Absonderungsnerven in den Speicheldrüsen. Bonn 1866.

haut und der Drüsen selbst theils von eigenthümlichen Zellen, die den farblosen Blut- und Lymphkörperchen gleichen (vergl. §. 100 Fig. 32), und die man als Schleim- oder Speichelkörperchen bezeichnet hat. Die letzteren Elemente stammen, nach Donders, vorzugsweise aus der Sublingualdrüse; sie sind ausserdem in dem Secret der Schleimdrüsen enthalten. Dem Parotiden- und Submaxillarspeichel dagegen fehlen in der Regel alle Formbestandtheile.

Von den einzelnen Drüsensecreten, welche das Mundsecret zusammensetzen, ist bis jetzt hauptsächlich der Speichel der Parotis und der Submaxillaris näher untersucht worden.

Der Parotidenspeichel, den man beim Menschen durch Einlegen einer Canüle in den Duct. Stenonianus (Eckhard und Ordenstein), bei grösseren Thieren, namentlich Pflanzenfressern, durch Anlegen künstlicher Speichelfisteln gewinnen kann, ist eine dünnflüssige, schwach alkalische Flüssigkeit. Er enthält etwas Eiweiss, von dem ein Theil beim Erhitzen gerinnt, ein anderer als Alkalialbuminat gelöst bleibt. Mucin fehlt (durch Essigsäure entsteht daher keine Fällung). Ausser Chloralkalien, phosphorsaurem Kalk und sehr geringen Mengen von Schwefelsäure und Phosphorsäure führt der menschliche Speichel Spuren von Schwefelcyankalium, die sich durch die eintretende blutrothe Färbung beim Zusatz von Eisenchlorid verrathen; dem Parotidenspeichel von Thieren, soweit er bisher untersucht worden, fehlt dieser Bestandtheil. Im Parotidenspeichel des Menschen findet sich endlich constant eine stickstoffhaltige Fermentsubstanz, welche die Eigenschaft besitzt Stärke sehr rasch in Dextrin und Zucker überzuführen, das Ptyalin. Bei den meisten Thieren scheint dem Parotidenspeichel das Ptyalin zu fehlen.

Der Submaxillarspeichel lässt sich beim Menschen nur in kleinen Quantitäten und nicht leicht vom Sublingualspeichel isolirt erhalten. In grösserer Menge wird er bei Thieren, namentlich Hunden, durch Einlegen einer Canüle in den Wharton'schen Gang und gleichzeitige Reizung der Drüsennerven gewonnen. Das Secret zeigt aber hierbei, je nachdem man die Chorda tympani oder den Sympathicus reizt, beträchtliche Unterschiede. Der Chordaspeichel ist eine klare, intensiv alkalische Flüssigkeit, die geringe Mengen von Eiweiss (Globulin) und Mucin, Chloralkalien, phosphorsaure Bittererde, phosphorsauren und kohlensauren Kalk enthält. Fermentirende Eigenschaften besitzt der Chordaspeichel nicht, es fehlt ihm also augenscheinlich das Ptyalin. Der Sympathicuspeichel ist eine dicke, ziemlich trübe Flüssigkeit, in der man unter dem Mikroskop blasse, unregelmässig geformte Körperchen findet. Er enthält Eiweiss und Mucin in grösserer Menge als der Chordaspeichel und dieselben Aschenbestandtheile wie der letztere. Er besitzt in sehr geringem Grade die Fähigkeit Stärke in Zucker überzuführen. — Ausser durch Reizung der Chorda und des Sympathicus lassen

sich endlich noch aus der Submaxillardrüse geringe Mengen von Secret erhalten, wenn man den Lingualis oberhalb der Abgangsstelle der Chorda und den Drüsensympathicus gleichzeitig durchschneidet und dann die Zungenspitze durch Inductionsschläge reizt. Der so erhaltene Speichel, der offenbar durch Reflexwirkung des Ganglion submaxillare secernirt wird, konnte jedoch noch nicht näher untersucht werden. Geschmacksreize vermögen diesen Reflex nicht auszulösen.

Der Sublingualspeichel ist bis jetzt noch nicht näher untersucht worden. Er scheint zäher und reicher an festen Bestandtheilen zu sein als die übrigen Speichelsorten. Da diesem sowie dem Mundschleim die fermentirende Wirkung auf Stärke fehlt, die das gemischte Mundsecret zeigt, so wird vielleicht von der Sublingualdrüse das Ferment in reichlicherer Menge gebildet.

Der Mundschleim, das Absonderungsproduct der Schleimdrüsen, sammelt sich, wenn man sämmtliche Speichelsecrete mittelst angelegter Fisteln nach aussen ableitet, in geringer Menge in der Mundhöhle an. Er ist eine trübe eiweiss- und mucinhaltige Flüssigkeit, in der sich zahlreiche Epithelzellen und Schleimkörperchen suspendirt finden.

Der Mundsaft, das gemischte Secret der Speichel- und Schleimdrüsen, ist, wie sich aus den manchfachen Bedingungen, welche auf die Absonderung der einzelnen Drüsen verändernd einwirken, erklärt, eine in ihrer Zusammensetzung und Menge sehr wechselnde Flüssigkeit. Der Gehalt an festen Bestandtheilen schwankt zwischen 0,3 und 1 Proc., $^1|_4$ bis $^1|_2$ dieser Bestandtheile sind Mineralstoffe. Die Gesammtmenge des täglich secernirten Mundsaftes soll zwischen 300 und 1500 Grammen betragen. In der Regel besitzt das gemischte Secret eine bedeutende fermentirende Wirkung auf Stärke. Aber auch diese ist veränderlich; beim Hunde fehlt sie zuweilen gänzlich, ohne Zweifel wegen ausschliesslicher Absonderung von Parotiden- und Chordaspeichel.

Quantitative Zusammensetzung der Mundsecrete vom Hunde (nach Bidder und Schmidt).

	Parotidenspeichel.	Submaxillarspeichel. bei geringer Absonderung	Submaxillarspeichel. bei durch Reizung der Mundschleimhaut gesteigerter Absonderung (wahrscheinl. Chordasp.)	Mundschleim
Wasser	99.53	99,14	99,60	99,00
Feste Bestandtheile	0,47	0,85	0,39	0,99
Organische Substanz	0,14	0,29	0,15	0,38
Unorganische Salze	—	—	0,24	
KaCl, NaCl	0,21	0,45	—	0,53
Phosphorsaures NaO	—	—	—	
CaO	—			0,08
MgO	—	0,116	—	
Kohlensaurer Kalk	0,12			

Ein Theil des im Speichel enthaltenen Eiweisses zeigt die Globulinreaction: er wird durch CO^2 gefällt, ein anderer Theil wird erst durch Hitze nach vorheriger Neutralisation oder NO^5 niedergeschlagen. Das Mucin wird aus den Mundsecreten durch Alkohol oder Essigsäure niedergeschlagen. Nur der Sympathicusspeichel enthält davon merkliche Mengen; in dem Mundschleim dagegen überwiegt es über das Eiweiss. Nach Bidder und Schmidt enthält der letztere 0,22 Proc. Mucin und 0,16 Proc. in Alkohol lösliche organische Substanz. Das mittlere specifische Gewicht des Parotidenspeichels vom Menschen ist nach Eckhard 1,0036, mit bloss 0,57 — 0,61 Proc. fester Bestandtheile, dasjenige vom Hunde 1,0055 mit 4,7 Proc. Beim Chordaspeichel der Submaxillaris des Hundes fand er 1,0046 spec. Gew. mit 1,3 Proc., beim Sympathicusspeichel 1,0156 mit 2,7 Proc. Rückstand. Der Gehalt des Sublingualspeichels an festen Bestandtheilen wird bis zu 9,98 Proc. angegeben.

Wir begegnen hier, bei der Physiologie der Mundsecrete, zum ersten Mal der Anlegung künstlicher Fisteln. Der zuweilen pathologisch eintretende Durchbruch eines Drüsensecretes nach aussen in Folge von Ulcerationen und Verwachsungen mit den äussern Bedeckungen hat die Physiologen zuerst auf dieses wichtige Hülfsmittel zur Untersuchung der Drüsensecrete hingelenkt. Nachdem schon vor längerer Zeit Blondlot mit der Anlegung von Magenfisteln vorangegangen, sind neuerdings Schwann, Bidder und Schmidt, Ludwig, Cl. Bernard u. A. mit der Bildung von Gallen-, Speichel und Pankreasfisteln gefolgt. Die Anlegung einer Fistel kann im Allgemeinen einen dreifachen Zweck haben: 1) Untersuchung eines Drüsensecretes unvermischt mit andern Absonderungen, 2) Ableitung eines Drüsensecretes nach aussen, um die übrig bleibenden Absonderungen zu erforschen (wie z. B. den Mundschleim nach Ableitung der Speichelgänge), 3) Prüfung der Störungen, welche die Ausführung des Secretes in dem Haushalt des Organismus hervorruft. Zur Erreichung dieser Zwecke bedient man sich je nach Umständen permanenter oder transitorischer Fisteln. Da man bei dem Speichel in der Regel nur die Gewinnung eines unvermischten Secretes im Auge hat, so begnügt man sich hier meistens mit einer transitorischen Fistel (durch Isoliren des betreffenden Ausführungsganges und Einlegen einer Canüle) *).

§. 73. Innervation der Speicheldrüsen. Theorie der Speichelabsonderung.

Wir haben in §. 71 bemerkt, dass jede der Speicheldrüsen cerebrale und sympathische Fasern empfängt. Nur bei der Unterkieferdrüse ist jedoch jener Einfluss der Innervation auf die Beschaffenheit des Secretes nachgewiesen, der uns nöthigte, zwei völlig von einander abweichende Absonderungen derselben Drüse, den Chordaspeichel und den Sympathicusspeichel, zu unterscheiden. Bei der Parotis bewirkt zwar Reizung der Chorda oder des Zweiges derselben, der sich zur Drüse begibt, des

*) Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Mitau u. Leipzig 1852. Eckhard, Beitr. Bd. 2. Ludwig, Lehrb. der Physiologie, 2. Aufl. Bd. 2. Bernard, leçons sur la physiologie du système nerveux, 1858. W. Kühne, physiolog. Chemie, 1. Heft.

nerv. petrosus superficialis minor, eine quantitativ vermehrte und, was hiermit gewöhnlich verknüpft ist, eine wasserreichere Absonderung; aber durch Reizung von Sympathicuszweigen konnte bis jetzt keine merkliche Wirkung auf diese Absonderung erzielt werden. Dagegen ist die Innervation der Submaxillaris abgesehen von jenem Einfluss auf die Beschaffenheit des Secretes noch mit einer Reihe höchst interessanter Erscheinungen verknüpft. Wir sehen nämlich zunächst zwar die Menge des Secretes sowohl bei der Reizung der Chorda wie des Sympathicus vermehrt; aber während durch die Chordareizung die Drüse nur allmälig ermüdet und nach einiger Ruhe bei erneuter Einwirkung des Nervenreizes wieder zu secerniren beginnt, stockt bei der Sympathicusreizung sehr bald die Absonderung für immer, indem die Drüsenzellen eine tief greifende Veränderung erfahren, bei der sie ihre secretorischen Functionen einbüssen. Ferner bewirkt gleichzeitige Reizung der Chorda und des Sympathicus überhaupt gar keine Secretion. Jeder dieser Nerven ist also zugleich Hemmungsnerv für die Innervation des andern. Ein ähnliches Wechselverhältniss besteht in Bezug auf den Einfluss der Nerven auf die Blutgefässe der Drüse. Reizung des Sympathicus erzeugt Verengerung, Durchschneidung desselben Erweiterung der Blutgefässe. Reizt man Sympathicus und Chorda gleichzeitig, so erfolgt keine Veränderung des Gefässlumens. Reizt man dagegen die Chorda allein, so ist der Erfolg derselbe wie bei der Sympathicusdurchschneidung: die Gefässe erweitern sich. Das aus den Venen abfliessende Blut erfährt hierbei auffallende Veränderungen: bei der Sympathicusreizung ist es dunkler, enthält mehr Kohlensäure und weniger Sauerstoff als gewöhnlich; bei der Chordareizung ist es heller und nähert sich in seinem Gasgehalt dem arteriellen Blute (Bernard). Zwischen diesen Veränderungen und der Art und Menge des Secretes bei Chorda- und Sympathicusreizung besteht jedoch keineswegs etwa ein nothwendiger causaler Zusammenhang. Die Secretionserscheinungen und die Blutveränderungen sind vielmehr neben einander herlaufende Vorgänge, die von derselben Ursache aber nicht von einander abhängen. Hierfür sprechen schon die zwei Thatsachen, dass 1) der Secretionsdruck in den Ausführungsgängen bei der Reizung des Nerven den Blutdruck beträchtlich übersteigen kann, und dass 2) die Temperatur des abgesonderten Speichels die Wärme des zufliessenden Arterienblutes zu übertreffen pflegt. Zu diesen von Ludwig, dem Entdecker der Drüseninnervation, gefundenen Thatsachen hat neuerlich Gianuzzi unter der Leitung desselben Forschers eine dritte hinzugefügt. Dieser Beobachter fand, dass gewisse Lösungen (von kohlensaurem Natron oder verdünnter Salzsäure) in die Blutgefässe der Drüse injicirt die Secretionsfähigkeit der letzteren aufheben, indem sie offenbar die Drüsenzellen alteriren. Reizt man nun den Nerven einer derartig gelähmten Drüse, so treten am Blut und an den Gefässen dieselben Veränderungen ein wie vorher,

trotzdem aber secernirt die Drüse nicht mehr; vielmehr tritt jetzt eine der Lymphe gleichende Flüssigkeit in die im §. 71 geschilderten, wahrscheinlich die Anfänge des Lymphgefässsystems darstellenden Gewebsspalten, und die Drüse wird in Folge dessen ödematös. Aus diesen Thatsachen dürfen wir wohl den Schluss ziehen, dass die Speichelabsonderung nicht etwa auf einer directen Filtration aus dem Blute, sondern auf zusammengesetzteren physikalischen und chemischen Vorgängen beruht. Aus dem Blute tritt zunächst nur Flüssigkeit in die zwischen den Blutgefässen und Drüsenalveolen befindlichen Lymphräume aus. Aus dieser Flüssigkeit wird dann erst durch die Drüsenzellen das Secret bereitet. Die Innervation der Drüsennerven hat unter normalen Verhältnissen sowohl auf den ersten wie auf den zweiten dieser Acte Einfluss. Die Verschiedenheit des Chordaspeichels vom Sympathicusspeichel erklärt sich nun vielleicht daraus, dass die Chordareizung gleichzeitig die Blutfiltration und die Thätigkeit der Drüsenzellen anregt, während die Sympathicusreizung zwar die letzteren in Function setzt, dagegen ihnen wegen der Verengerung der Gefässe nicht das erforderliche Material liefert, so dass nun die Drüsenzellen ihre eigene Substanz zersetzen.

Mit den soeben erörterten experimentellen Thatsachen sind die normalen Verhältnisse der Speichelabsonderung noch nicht zureichend in Verbindung gebracht. Nachgewiesen ist bis jetzt nur, dass bei der normalen Absonderung häufig eine Innervation der cerebralen Drüsennerven wirksam ist. Jene Innervation kann entweder durch Geschmacksvorstellungen zu Stande kommen, so beobachtet man, dass bei hungrigen Thieren das blosse Verhalten von Nahrung Speichelabsonderung anregt; oder sie kann reflectorisch erfolgen: auf letztere Weise wirken fast alle Reize der Schleimhaut, namentlich alle Geschmacksreize. Durchschneidet man den Gehirnnerven zur Drüse, so bleiben die Reize wirkungslos. Nur die Unterkieferdrüse gibt dann auf elektrische oder mechanische Reize eine sparsame Absonderung durch Reflex im Submaxillarganglion. Die Reflexerregbarkeit der einzelnen Drüsen ist eine verschiedene gegenüber verschiedenen Reizen. Die Geschmacksreize wirken hauptsächlich auf die Absonderung der Unterkiefer- und Unterzungendrüse, während die Parotis gegen elektrische, chemische oder mechanische Erregungen empfindlicher ist. Letztere Drüse wird ausserdem durch die Kaubewegungen zur Secretion angeregt, vielleicht in Folge einer Miterregung des secretorischen mit dem motorischen Nerven. Wie jene geringfügige Speichelabsonderung zu Stande kommt, welche auch dann noch fortdauert, wenn gar kein centraler oder peripherischer Reiz wirkt, ist nicht mit Bestimmtheit entschieden. Wenn man aber von dem Satze ausgeht, dass zu jeder Absonderung eine Innervation der Drüsenzellen erforderlich ist, und wenn man ferner erwägt, dass continuirliche Reize, wie jene ununterbrochene Absonderung sie fordert, nur im Gebiete des sympathischen Nervensystems vorzukommen scheinen (s. die Physiol. der

Centralorgane), so ist wohl die Vermuthung gerechtfertigt, dass die dauernde Absonderung als Sympathicusspeichel zu betrachten sei, wobei jedoch zu erwägen ist, dass die continuirlichen Reize, welche normaler Weise in den sympatischen Drüsennerven wirksam sind, niemals die Intensität erreichen, die wir bei der experimentellen Erregung der Drüsennerven herstellen, daher dort auch die pathologischen Veränderungen des Secretes und der Drüse selbst, die wir als Folgen der Sympathicusreizung kennen lernten, hinwegfallen. Hierin würde dann auch das doppelte Nervensystem der Drüse seine Erklärung finden. In den sympathischen Nerven würden wir einen Mechanismus zu erkennen haben, der eine dauernde gelinde Erregung der Drüsenzellen zu Stande bringt und zugleich die Zufuhr des zur Absonderung erforderlichen Blutes mässigt. Die cerebralen Nerven würden nur vorübergehende, aber energischere Erregungen der Drüsenzellen hervorrufen, indem sie zugleich diesen durch ihren Einfluss auf die Gefässe das erforderliche Material zu ihrer Thätigkeit in reichlicherer Menge liefern.

Den Secretionsdruck der Submaxillaris mass Ludwig, indem er ein Manometer in den Ausführungsgang einbrachte; gleichzeitig bestimmte er durch ein in die Carotis eingebrachtes Manometer den Blutdruck. Während in der Ruhe keine merkliche Absonderung erfolgte, hielt diese bei Reizung des Nerven einer Quecksilbersäule von 190 Millim Höhe das Gleichgewicht; der Blutdruck in der Carotis war gleichzeitig nur 108,5 bis 112,3 Millim. Die bei Reizung des Drüsennerven zu erhaltende Quantität Speichel ist sehr beträchtlich. Ludwig und Becher sammelten 3 Stunden hindurch bei einem Hunde stündlich im Mittel 55,2 Grm., Kölliker und Müller erhielten eine stündliche Menge von 44,8 Grm. Die Temperatur des Speichels der Submaxillardrüse mit der Temperatur des Carotidenbluts derselben Seite verglichen Ludwig und Spiess mittelst des Thermomultiplicators. (Siehe med. Physik §. 271). Später hat Ludwig diese Versuche wiederholt, indem er feine Thermometer benützte, deren einer in einer Erweiterung der in den Ausführungsgang gelegten Canüle, ein anderer in der Carotis, ein dritter in der grössten Vene der Speicheldrüse sich befand; gleichzeitig wurde die Absonderungsgrösse gemessen Die Temperatur des abgesonderten Speichels übertraf die Temperatur des Carotidenbluts bis zu 1,5° C. Während das Arterienblut in Folge der Absonderungsthätigkeit ungeändert blieb, wurde das Venenblut wärmer und seine Temperatur konnte sogar die des abgesonderten Speichels übertreffen *).

Die Degeneration der Drüse nach starker Sympathicusreizung hat bis jetzt keine zureichende Erklärung gefunden. Ich glaube, es dürfte sich die oben ausgesprochene Hypothese, dass dieselbe als eine Folge der bei gehemmtem Blutzutritt eintretenden rapiden Selbstzersetzung der Drüsenzellen aufzufassen sei, empfehlen, da sich hieraus ebensowohl die Eigenthümlichkeit des Secretes wie die Alteration der Drüsensubstanz verstehen lässt. Die sodann als spätere Folge zu

*) Ludwig, Ztschr. f. rat. Med. N. F. Bd. 1 und Lehrb. der Physiologie, 2. Aufl, Bd. 2. Bernard, a. a. O. Eckhard, Beiträge, Bd. 2. Gianuzzi, a. a. O.

beobachtende Verfettung der Drüse sehen wir auch sonst noch bei eiweissreichen Organen (Nerven, Muskeln) als Wirkung der Einstellung ihrer Function auftreten. Gegen die oben von mir entwickelte Ansicht über die Bedeutung der normalen Sympathicus- und Chordainnervation werden sich schwerlich auf Grund dieser pathologischen Degeneration Bedenken erheben lassen, eben weil die auf elektrische Sympathicusreizung eintretenden Erscheinungen offenbar pathologische sind. Dass eine mässige Innervation der sympathischen Drüsennerven continuirlich stattfindet, wird durch die bei der Durchschneidung derselben eintretende Gefässerweiterung erwiesen. Da nun eine Innervation der Chordafasern offenbar nur auf besondere, meist mit der Mundverdauung in directer Beziehung stehende Reize erfolgt, so bleibt kaum eine andere Annahme übrig als die dauernde, ohne solche Reize stattfindende Secretion der Innervation des Sympathicus zuzuschreiben.

§. 74. Chemische Wirkung der Mundsecrete.

Die mechanische Wirkung, welche die Mundsecrete durch Einhüllen, Quellung und theilweise Lösung der im Wasser löslichen Nahrungsmittel ausüben, haben wir schon im §. 67 berührt. Ausserdem besitzen sie nur eine einzige chemische Wirkung: die Ueberführung der in der Nahrung enthaltenen Stärke in Zucker. Die Stärke ($C_{12}H_{10}O_{10}$) geht hierbei zunächst in das ihr gleich zusammengesetzte Dextrin und dieses unter Aufnahme von 2 At. Wasser in Traubenzucker ($C_{12}H_{12}O_{12}$) über. Bei längerem Aufenthalt des Zuckers in der Mundhöhle, kann dieser dann noch durch eine weitere Gährung in Milchsäure ($C_6H_6O_6$) zerfallen. Das gemischte Mundsecret äussert diese fermentirende Wirkung in ziemlich bedeutendem Grade, nicht so alle Secrete, die dasselbe zusammensetzen: sie fehlt dem Mundschleim, dem Chordaspeichel und dem Parotidensecret vieler Thiere.

Das Mundsecret verdankt seine chemische Wirkung einzig dem Ptyalin; ausser ihm ist kein Fermentkörper aus dem Speichel dargestellt. Das Ptyalin ist ein stickstoffhaltiger in Wasser löslicher, durch Alkohol fällbarer Körper, dem, wie Cohnheim zeigte, alle charakteristischen Reactionen des Eiweisses (namentlich auch die gelbe Färbung mit Salpetersäure) fehlen. Gelöst besitzt es in hohem Grad die fermentirende Wirkung auf Stärke.

Mialhe hat zuerst den aus dem Speichel durch Alkohol fällbaren Körper als das Ferment bezeichnet und dasselbe (nach Analogie mit der Diastase des Getreides) Speicheldiastase genannt. Dieser unmittelbar aus dem Speichel durch Alkohol erhaltene Niederschlag ist aber stets mit Eiweiss und Mucin verunreinigt, von denen man früher das Ptyalin nicht zu trennen vermochte. Erst Cohnheim hat das Speichelferment in, wie es scheint, reinem Zustande dargestellt, indem er gemischten Speichel mit PO_5 ansäuerte und dann die letztere durch Zusatz von Kalkwasser bis zur alkalischen Reaction als basisch phosphorsauren Kalk ($3CaO. PO_5$) wieder ausfüllte. Dieses Kalksalz reisst die Eiweisskörper und das Ptyalin mechanisch mit sich nieder. Beim Auswaschen mit

destillirtem Wasser geht aber anfangs nur das Ptyalin in Lösung, aus welcher es durch Alkohol als ein weisser Niederschlag gefällt wird. Ausser dem Ptyalin gibt es noch viele andere pflanzliche und thierische Stoffe (Diastase, Emulsin, Leim) welche bei gewöhnlicher Temperatur die Stärke in Dextrin und Zucker überführen. Bei höherer Temperatur tritt diese Umwandlung bekanntlich sehr leicht schon bei einem geringen Säurezusatz (SO_3, HCl) ein. Das Ptyalin gehört aber zu den kräftigsten Zuckerfermenten. Dasselbe zeigt namentlich jene charakteristische Fermenteigenschaft, dass eine kleine Quantität unbegrenzte Mengen von Stärke in Zucker überführen kann, wenn die Lösung verdünnt genug ist. In concentrirteren Lösungen sistirt nämlich der sich anhäufende Zucker den Gährungsprocess. Dieser beginnt aber wieder, sobald man der Lösung Wasser zusetzt. —

Von der Wirkung des Speichels oder Ptyalins überzeugt man sich entweder durch die Probe auf Stärke (die Bläuung mit Jod), die ausbleibt, wenn alle Stärke umgewandelt ist, oder durch die Trommer'sche Probe auf Zucker (Reduction von Kupferoxydul aus schwefelsaurer Kupferoxydlösung bei Zusatz von Kali)*).

B. Verdauung im Magen.

§. 75. Structur der Magenschleimhaut.

Die Schleimhaut des Magens ist die drüsenreichste im Körper. Dicht gedrängt stehen in ihr schlauchförmige Drüsen, die Labdrüsen



Fig. 22

(l, Fig. 22), deren Mündungen auf der Schleimhautfläche durch kleine zottenähnliche Vorsprünge (z) von einander getrennt sind. Die Oberfläche der Schleimhaut ist von Cylinderzellen bedeckt, die sich noch in den obersten Theil der Labdrüsen hinein fortsetzen. Der ganze Schlauch der letzteren ist nach unten hin von rundlichen oder eckigen Zellen erfüllt. Man bezeichnet diese Zellen, welche die eigentlichen Secretionszellen der Labdrüsen darstellen, als Labzellen. Viele Labzellen findet man ohne Membran und sichtlich im Zerfall begriffen. Die homogene Haut der Labdrüsen, welche die Zellen umschliesst, ist an ihrem untern Ende von einem mit glatten Muskelzellen vermischten Bindegewebe umgeben. Die Blutgefässe umschlingen die Labdrüsen in einem dichten, spitzwinkelig sich theilenden Netze und bilden ringförmige Anastomosen um ihre Mündungen. In der Gegend des Pylorus besteht die Schleimhaut aus Drüsen, die in ihrer äussern Form den Labdrüsen gleichen, die aber keine Labzellen enthalten, sondern an ihrer ganzen Innenfläche von einer Schichte Cylinderepithel bedeckt

*) Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Cohnheim, Virchow's Archiv Bd 28.

sind. (Fig. 23.) Man hat sie als Magenschleimdrüsen bezeichnet.

In einem Querring nahe der Cardia des menschlichen Magens finden sich Labdrüsen mit gabeliger Verzweigung ihres unteren Endes. Bei manchen andern Säugethieren z. B. beim Hunde, sind solche in grösserer Menge über die ganze Schleimhaut verbreitet. Beim Schwein hat Wasmann zuerst die Magenschleimdrüsen gefunden. Sie sind von Kölliker dann auch am Pylorus des menschlichen Magens aufgefunden worden. Als ausnahmsweiser Befund zu bezeichnen sind traubenförmige Drüsen unter der Magenschleimhaut und geschlossene Kapseln, ähnlich den s. g. Balgdrüsen der Mundhöhle und solitären Drüsen des Darms.



Fig. 23.

§. 76. Secrete des Magens.

Die Magenschleimhaut und ihre Drüsen liefern zwei Secrete, von denen das eine, der Magenschleim, immerwährend, das andere, der Magensaft, nur während der Verdauung oder bei künstlicher Reizung der Magenschleimhaut abgesondert wird. Der Magenschleim ist theils Secretionsproduct der am Pylorus angehäuften Schleimdrüsen, theils entsteht er durch Zerfall und Verflüssigung des über die ganze Oberfläche verbreiteten Cylinderepithels. Er ist zäh, von neutraler oder schwach alkalischer Reaction, reich an Schleimstoff und bedeckt theils als zusammenhängende Schichte die Schleimhaut, theils umhüllt er die unverdauten Stücke der Nahrung. Auf Eiweisskörper äussert er keine Wirkung, dagegen besitzt er die Eigenschaft, geringe Mengen von Stärke in Zucker umzuwandeln (Hoppe) *). Der Magensaft ist das ausschliessliche Secretionsproduct der Labdrüsen; er ist eine klare, dünne Flüssigkeit von saurer Reaction; ihm allein kommt die Fähigkeit zu, Eiweisskörper aufzulösen und in eine assimilirbare Form überzuführen.

Jede Reizung der Magenschleimhaut, namentlich jede mechanische Reizung, bewirkt Absonderung der Labdrüsen. Sobald daher Nahrungsmittel oder selbst unverdauliche Massen in den Magen gelangen, beginnt die Absonderung, indem sich gleichzeitig die Gefässe erweitern und ein hellrothes Blut aus den Venen abfliesst (Bernard). Von welchen sich zum Magen begebenden Nerven, ob vom Vagus, vom Sympathicus oder von beiden gleichzeitig, die Drüseninnervation abhängt, ist noch unbekannt, da sowohl Reizung wie Durchschneidung der Magennerven bis jetzt keine sichern Resultate ergaben.

Die Menge des Magensaftes, die im normalen Zustand secernirt wird, ist nicht sicher bekannt. Bidder und Schmidt fanden beim Hunde die täglich aus einer angelegten Fistel abfliessende Menge

*) Hoppe, Virchow's Archiv Bd. 17.

etwa gleich 100 Grammen auf 1 Kilogr. Körpergewicht; beim Menschen scheint die Absonderungsgrösse noch bedeutender zu sein.

Die wesentlichsten Bestandtheile des Magensaftes sind eine freie Säure und ein stickstoffhaltiger Fermentkörper, das Pepsin. Ausserdem sind in ihm Mineralsalze, namentlich Chlornatrium und phosphorsaurer Kalk, gelöst. Die Gesammtmenge der festen Bestandtheile beträgt bei verschiedenen Thieren 1—2, beim Menschen nur 0,5 proc. Die freie Säure des Magensaftes ist Chlorwasserstoffsäure und in vielen Fällen auch Milchsäure, doch scheint die letztere kein Secretionsproduct der Labdrüsen zu sein, sondern aus der Umwandlung stärke- und zuckerhaltiger Nahrungsmittel herzustammen; letzteren Ursprungs sind jedenfalls die zuweilen im Magensaft vorgefundenen Spuren von Buttersäure und Essigsäure. Die Menge freier Chlorwasserstoffsäure beträgt nach Schmidt beim Menschen nur 0,02 proc., im concentrirteren Magensaft des Hundes 0,3 proc. Das Pepsin ist dadurch charakterisirt, dass es durch fast alle Fällungsmittel des Eiweisses, namentlich durch Kochen, Mineralsalze, auch Gerbsäure, nicht gefällt, dagegen durch Alhokol niedergeschlagen wird, worauf es in Wasser und noch leichter in verdünnten Säuren wieder gelöst werden kann. Auch die Xanthoproteinreaction zeigt das möglichst gereinigte Pepsin nur in sehr schwachem Grade. Feinen Pulvern, z. B. Stärkmehlpulver, haftet das Pepsin sehr fest an, es kann in dieser Form längere Zeit aufbewahrt werden und bildet so das künstliche Pepsinpräparat. Den Gehalt des Magensaftes vom Menschen an Pepsin bestimmte Schmidt zu 0,3 proc., den vom Hunde zu 1,7 proc. Doch sind diese Zahlen noch unsicher. Die Wirksamkeit des Magensaftes ist nach Schiff unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme noch gering, und sie wächst dann allmälig an. Hieraus scheint hervorzugehen, dass, indem gewisse, während der Verdauung resorbirte Stoffe durch das Blut den Labdrüsen zugeführt werden, das Secret der letztern eine veränderte, die Umwandlung der Eiweisskörper begünstigende Beschaffenheit annimmt. Die Zuführung von Dextrin soll nach Schiff vorzugsweise diese Wirkung auf den Magensaft ausüben. Es ist noch durch directe Untersuchungen zu erweisen, welche Veränderungen herbei der Magensaft erleidet. Da aber das Dextrin ein stickstofffreier Körper ist, und da minimale Quantitäten von Pepsin zur Umwandlung der Eiweisskörper genügen, so darf man vorerst vermuthen, dass von den beiden die Wirksamkeit des Magensaftes bedingenden Körpern die freie Säure es sei, deren Menge im Verlauf der Verdauung allmälig zunehme.

Analysen des Magensafts nach C. Schmidt.

	Speichelfreier Magensaft vom Hunde	Speichelhaltiger Magensaft vom Hunde	Speichelhaltiger Magensaft vom Menschen
Wasser	973,062	971,171	994,610
Ferment	17,127	17,336	3,016
Salzsäure	3,050	2,337	0,217
Chlorkalium	1,125	1,073	0,570
Chlornatrium	2,507	3,147	1,345
Chlorcalcium	0,624	1,661	0,092
Chlorammonium	0,468	0,573	—
Phosphors. Kalk (mit phosphors. Magnesia u Eisen)	2,037	2,738	0,150
Gesammtmenge d. festen Bestandtheile	26,938	28,829	5,390

Frühere Physiologen (Réaumur, Tiedemann und Gmelin) bedienten sich zur Gewinnung des Magensaftes sehr unvollkommener Methoden. Sie liessen Thiere an Fäden befestigte Schwämme verschlucken, durch deren Auspressen geringe Mengen von Magensaft gewonnen wurden. Beaumont hat zuerst Magensaft vom Menschen gesammelt aus der durch eine Schusswunde enstandenen Magenfistel eines Mannes. Später gerieth Blondlot auf den Gedanken bei Hunden Magenfisteln anzulegen, und mittelst dieser Methode wird jetzt gewöhnlich der Magensaft erhalten. Man füttert die Thiere reichlich, so dass sich der Magen mit seiner grossen Curvatur hart an die Bauchdecken anlegt; dann wird im rechten Hypochondrium dicht unter der letzten falschen Rippe parallel der linea alba ein Einschnitt von etwa 1 Zoll Länge gemacht. Die Bauchmuskeln werden parallel ihrer Faserung durchschnitten und der Magen mittelst zweier durchgezogener Fäden gefasst; sodann wird der Magen gespalten und eine Canüle aus Silber oder Neusilber in ihn eingeführt, welche oben und unten in eine Platte ausgeht. Der eine Faden wird an der Canüle befestigt; mit dem andern werden die Ränder der Bauchwände gegen einander gezogen; die Canüle wird endlich durch einen Kork verschlossen. (Methode von Bernard.) Um reinen Magensaft zu gewinnen, reizt man die Magenschleimhaut mechanisch (mit einer Feder, durch Einbringen harter Erbsen u. s. w.). Will man den Magensaft zugleich speichelfrei haben, so unterbindet man die Speichelgänge. In neuerer Zeit haben Bidder, Schmidt und Grünwaldt noch bei einer Frau mit zufällig erworbener Magenfistel Untersuchungen über den menschlichen Magensaft angestellt.

Die Untersuchung der Innervation auf die Absonderung des Magensaftes hat bis jetzt fast nur negative Resultate ergeben. Die Durchschneidung des Vagusstamms am Halse verursacht häufig gar keine Verdauungsstörung, ebenso lässt sich in Bezug auf die Absonderung und Beschaffenheit des Secretes gewöhnlich keine Abnormität nachweissen. Nasse beobachtete zuweilen bei Hunden nach einseitiger Vagusdurchschneidung eine abnorm grosse Ansammlung von Magensaft; dasselbe habe ich in einem Fall beim Kaninchen gesehen. Reizung des plexus coeliacus hat nach Adrian keinen Einfluss auf die Magensaftsecretion*).

Wenn man die Bestimmungen der täglich vom Hunde abgesonderten Quan-

*) Nasse, Archiv f. wiss. Heilk. Bd. 5. Adrian, Eckhard's Beiträge Bd. 3.

tität Magensaft (100 grm. auf 1 Kilogr. Körpergewicht) zu Grunde legt, so würde der Mensch bei einem mittleren Körpergewicht von 65 Kilogrammen täglich 6,5 Kilogr. Magensaft absondern. Nach den unter Schmidt's Leitung ausgeführten directen Bestimmungen ist jedoch die Absonderungsgrösse beim Menschen noch bedeutender (fast $^1/_4$ des Körpergewichts in 24 Stunden), womit auch übereinstimmt, dass erstens nach Lehmann die Absonderungsgrösse von 6,5 Kilogr. täglich nicht zur Verdauung der für die Ernährung nothwendigen Eiweisskörper hinreichen würde, und dass zweitens der menschliche Magensaft weit wasserreicher ist als derjenige vom Hunde.

Als freie Säure des Magensafts vermuthete Prout zuerst freie Salzsäure. Lehmann wies dann ziemlich beträchtliche, übrigens wechselnde Quantitäten Milchsäure (0,5 - 0,9 proc.) im Magensaft des Hundes nach. Er nahm desshalb an, dass nur die Milchsäure im Magensaft vorkomme, und dass freie Salzsäure erst beim Abdampfen entstehe, indem die Milchsäure einzelne Chlorsalze zersetze. Durch Schmidt wurde jedoch unzweifelhaft dargethan, dass Salzsäure als freie Säure im Magensaft vorhanden ist. Er fand nämlich erstens, dass mehr Chlor im Magensaft vorkommt, als der in demselben enthaltenen Menge von Basen entspricht, und zweitens, dass diejenige Menge von Alkali, die zum Neutralisiren der freien Säure erfordert wird, in vielen Fällen (namentlich im reinen Magensaft der Fleischfresser) jene überschüssige Chlormenge genau deckt. Hieraus ergibt sich, dass freie Salzsäure nicht nur im Magensaft vorkommt, sondern dass sie auch in vielen Fällen die einzige freie Säure in demselben ist. Schmidt vermuthet daher, überall da, wo Milchsäure gefunden werde, stamme diese aus den Nahrungsmitteln her. Was den Ursprung der Chlorwasserstoffsäure betrifft, so muss dieselbe aus einer Zerlegung von Chlormetallen (insbesondere wohl den leichter zersetzbaren, dem Chlorkalium und Chlormagnesium) hervorgegangen sein. An soeben getödteten Thieren beobachtete Brücke, dass nur das offene Ende der Drüsen sauer reagirt, während der gegen die Muscularis gekehrte Grund derselben die Farbe des Lakmuspapiers nicht verändert. Wir müssen hieraus schliessen, dass jene mit dem Freiwerden von Salzsäure verknüpfte Zersetzung erst in den oberen Drüsenzellen stattfindet. Es bleibt vorerst dahingestellt, ob diese Zersetzung auf einer rein chemischen Wirkung beruht, wobei man annehmen könnte, die durch Spaltung einer organischen Substanz entstehende organische Säure verbinde sich in statu nascenti mit dem Metall der Chlorverbindungen und mache so die Salzsäure frei, oder ob vielleicht eine durch die Innervation der Drüsenzellen gesetzte elektrolytische Action unmittelbar die Säure aus ihren Verbindungen ausscheidet (Brücke). Die letztere Hypothese würde, da die Ausscheidung der Elektrolyte stets mit einer Bewegung derselben verbunden ist (med. Physik §. 325), zugleich für die Absonderung der Säure an der offenen Drüsenseite eine Erklärung an die Hand geben. Da das Pepsin durch seine leichte Löslichkeit in ungesäuertem Wasser sich auszeichnet, so müsste sich dasselbe an jener Bewegung der freien Säure betheiligen.

Zur Darstellung des Pepsins in reinem Zustand verfährt man nach Brücke in folgender Weise. Man löst die abpräparirte und fein zerkleinerte Magenschleimhaut bei 35° C. in verdünnter PO_5 auf. Die Lösung wird von dem Rückstand abfiltrirt und mit Kalkwasser im Ueberschuss versetzt. Es entsteht so eine Fällung von 3 CaO. PO_5, von welcher das Pepsin mechanisch niedergerissen wird. Der auf dem Filter gesammelte Niederschlag wird nun in verdünnter Salzsäure gelöst, und die so erhaltene Flüssigkeit wird mit einer gesättigten Lösung

von Cholestearin in 4 Th. Alkohol und 1 Th. Aether versetzt und mit dem sich auf der Oberfläche ausscheidenden Cholestearin mehrmals geschüttelt. Das feuchte Cholestearin, dem wieder das Pepsin anhaftet, wird auf einem Filter gesammelt und so lange mit Wasser, verdünnter Essigsäure und nochmals mit Wasser ausgewaschen, bis das Filtrat weder durch Silberlösung getrübt wird noch sauer reagirt. Das Cholestearin wird in reinem Aether gelöst und der Aether von der unter ihm stehenden, das Pepsin enthaltenden Schichte abgezogen. Die letztere wird so lange mit Aether behandelt, bis dieser beim Verdampfen keine Cholestearinkrystalle mehr absetzt. Die zurückbleibende wasserklare Flüssigkeit ist eine reine Pepsinlösung. Die früheren Methoden zur Darstellung des Pepsins durch Fällung des Magensafts mit Alkohol und Wiederauflösen des Niederschlags in Wasser (Frerichs) oder durch Fällen mit Sublimat und Entfernen des Quecksilbers durch HS (Schmidt) liefern sämmtlich ein unreines, mit Eiweisskörpern vermischtes Pepsin. Das Pepsin des Handels ist ausserdem mit Stärke, getrocknetem Magenschleim, Milchsäure u. s. w. verunreinigt.

Schiff hat, auf seine oben erwähnten Beobachtungen gestützt, die Hypothese aufgestellt, der Magensaft werde im Verlauf der Verdauung allmälig mit Pepsin geladen. Einen Beweis dafür, dass gerade das Pepsin zunehme, hat er aber nicht geliefert, und die Versuche über die Wirkungen des Dextrins, das er theils fütterte, theils direct in's Blut injicirte, lassen eher eine Zunahme der freien Säure plausibel erscheinen. Die Wechselwirkung, in der die Ladung des Magensaftes nach Schiff mit der Pankreasverdauung sowie mit der Function der Milz steht, werden wir in späteren Abschnitten erörtern *).

§. 77. Veränderungen der Speisen im Magen.

Auf alle in Wasser löslichen Substanzen, wie auf Zucker, Dextrin, Gummi, die Salze der Alkalien und der phosphorsauren Erden, wirkt der Magensaft einfach als Lösungsmittel. Aus den kohlensauren Salzen kann er die Kohlensäure austreiben und sie in Chlor- oder milchsaure Salze umwandeln. Ausserdem wird durch den mit den Speisen verschluckten Speichel die Umwandlung der Stärke in Dextrin und Zucker fortgesetzt. Die einzige chemische Wirkung des Magensaftes aber besteht in der Umwandlung der Eiweisskörper in leicht lösliche Modificationen. Leim und leimgebende Substanz löst er, indem er die letztere in Leim umwandelt. Gar keine Wirkung übt er auf Cellulose, elastische Substanz, Hornsubstanz, Wachs und Fett. Die so im Mund- und Magensaft gelösten Nahrungsstoffe werden theils schon im Magen resorbirt, theils treten sie mit den ungelösten oder erst durch die Darmsäfte verdaulichen Stoffen durch den Pylorus in den Zwölffingerdarm.

*) Beaumont, exper. and observations on the gastric juice, Boston 1834. Blondlot, traité de la digestion, Paris 1843. Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte etc. C. Schmidt, Ann. der Chemie u. Pharmacie, Bd. 92. E. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 37. Schiff, Archiv der Heilkunde, Bd. 2. Kühne, physiol. Chemie, 1. Heft.

Die breiähnliche in den verschiedenen Stadien der Quellung, Lösung und Maceration befindliche Speisemasse, welche den Inhalt des Magens bildet, bezeichnet man als den Magenchymus. Bei der Untersuchung desselben findet man die Cellulosemembranen, das Chlorophyll, die elastischen Fasern und Epithelien unverändert. Bindegewebe ist zum Theil gelöst, zum Theil aufgequollen. Sehr häufig finden sich noch unveränderte Stärkekörner. Geronnenes Eiweis und Fibrin sind, wenn sie fein zertheilt waren, meist vollkommen gelöst. Von grösseren Stücken gehen Theile noch ungelöst in den Darm über. Milch gerinnt, wenn sie in den Magen kommt, sogleich, und der entstandene Käseklumpen wird dann langsam durch den Magensaft aufgelöst. Da nach Brücke auch neutralisirter Labsaft die Gerinnung hervorbringt, so scheint diese auf einer Ueberführung des Milchzuckers in Milchsäure durch das Pepsin zu beruhen. Flüssiges Eiweiss gerinnt nicht, sondern wird unmittelbar durch den einwirkenden Magensaft umgewandelt. Von den Muskelbündeln des Fleisches sind einzelne noch vollkommen unverändert, andere theils in Längsfasern, theils in Querscheiben zerspalten, noch andere aufgequollen und feinkörnig zerfallen, sichtlich eben in den gelösten Zustand übergehend. Das Fett der verschiedenen Nahrungsmittel fliesst in einzelne Tropfen zusammen und ist so mit dem Speisebrei gemischt.

Die Zeit des Aufenthalts der Speisen im Magen ist je nach Menge und Beschaffenheit derselben eine verschiedene. Bei Menschen oder Thieren, die mit Fisteln des Zwölffingerdarms behaftet sind, beobachtet man, dass der Austritt kleiner Speisetheile schon sehr kurze Zeit (10 bis 20 Minuten) nach geschehener Nahrungsaufnahme beginnt. Er wiederholt sich dann periodisch und fördert allmälig immer grössere Speisemassen in den Darm. Die Entleerung des Magens ist so nach einer reichlicheren Mahlzeit in der Regel in 4 bis 5 Stunden vollendet.

Von Beaumont wurde an dem von ihm beobachteten Mann mit Magenfistel und ebenso später von Bidder und Schmidt an der von ihnen beobachteten Frau die Zeit bestimmt, welche verschiedene Speisen im Magen verweilen. So fand Beaumont für gekochten Reis, Schweinsfüsse und geschlagene Eier 1 Stunde, Forelle und Lachs $1^1/_2$ Stunde, Milch, Stockfisch, Brod, Kohlsalat 2 St., Kartoffeln, Lammfleisch, Ochsenfleisch, gekochte Eier $2^1/_2 - 2^3/_4$ St., Austern, Beefsteak, Schinken 3 St., Bratwürste, Bohnen, Hammelfleisch, Schweinefleisch, Kalbfleisch, Wildente $3^1/_2 - 4$ St. Man hat früher geglaubt, aus diesen Zahlen ein absolutes Maass für die Verdaulichkeit der einzelnen eiweisshaltigen Nahrungsmittel entnehmen zu können. Dies ist jedoch nicht ganz zutreffend, weil in der Regel ein grösserer oder kleinerer Theil der Nahrungsmittel unverdaut in den Dünndarm übergeht. Da aber die gelösten Stoffe im Allgemeinen allerdings früher übertreten als die ungelöst bleibenden, so gibt die Aufenthaltszeit im Magen immerhin ein ungefähres relatives Maass für die Verdaulichkeit. Offenbar sind die Verschiedenheiten, die in dieser Beziehung zwischen den Nahrungsmitteln gefunden werden, nicht sowohl in der Verschiedenheit der einzelnen Albuminstoffe als in den verschiedenen Verhältnissen ihres Vorkommens begründet. So sind

unter den Fleischsorten die fettreichen weniger verdaulich, weil sich die einzelnen Fleischklümpchen mit flüssigen Fetthüllen umgeben, welche die Einwirkung des Magensaftes erschweren. Bei den Hülsenfrüchten wird durch den Einschluss des Eiweisses in die Cellulosemembranen die Einwirkung der Verdauungssäfte erschwert.

Neben den Nahrungsmassen enthält der Magenchymus stets einige Gase, nämlich Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff. Die beiden letzteren stammen ohne Zweifel aus der atmosphärischen Luft und werden mit den Speisen verschluckt. Der Sauerstoff scheint dann von den Blutgefässen der Magenwände aufgenommen und dafür Kohlensäure ausgeschieden zu werden, daher die letztere gegen den Sauerstoff überwiegt. So ermittelte Planer in 100 Volumtheilen 25,20 CO_2, 68,68 N und 6,12 O. Es findet hiernach eine Art Respirationsprocess innerhalb des Magens statt. Diese Magenathmung, die bei den höheren Thieren sehr unbedeutend ist, ersetzt bei dem Schlammpeizger (Cobitis fossilis) die Kiemen- oder Lungenathmung. Durch Zersetzung der Nahrungsmittel, wie im Darm, bilden sich im Magen keine Gase, da die sauere Beschaffenheit des Chymus eine mit Gasentwicklung verbundene Zersetzung verhindert*).

§. 78. Chemische Producte der Magenverdauung.

Die leicht löslichen Modificationen, in welche der Magensaft die Eiweisskörper überführt, bezeichnet man als Peptone. In der Zusammensetzung der Peptone hat sich bis jetzt kein merklicher Unterschied von der Zusammensetzung der Eiweisskörper, aus denen sie hervorgehen, auffinden lassen. Dagegen unterscheiden sie sich von diesen durchaus in ihren Löslichkeitsverhältnissen und in ihrem Verhalten gegen Reagentien. Die Lösungen der Peptone gerinnen nämlich in der Siedhitze nicht, und sie besitzen, im Gegensatz zu den gelösten Albuminstoffen, die sehr schwer thierische Membranen durchdringen, ein bedeutendes Diffusionsvermögen. Durch Gerbsäure, Quecksilberchlorid und mit Ammoniak versetztes essigsaures Bleioxyd werden die Peptone gefällt, während die andern Metallsalze, welche Eiweisslösungen leicht fällen, selbst Alaun und salpetersaures Silberoxyd, in Peptonlösungen keine Niederschläge erzeugen. Gegen concentrirte Salpetersäure und Blutlaugensalzlösung ist ihr Verhalten ein verschiedenes, und Meissner hat darnach ein a-, b- und c-Pepton unterschieden: a-Pepton wird sowohl durch Salpetersäure als durch Blutlaugensalz gefällt, b-Pepton wird nur durch Blutlaugensalz, und zwar erst aus stark saurer Lösung gefällt, c-Pepton wird weder durch Blutlaugensalz noch durch Salpetersäure gefällt. Diese drei Peptone bilden sich bei jeder Eiweissverdauung. Unterschiede zwischen den Peptonen der verschiedenen Eiweisskörper konnten bis jetzt nicht gefunden werden.

Die Eiweisskörper gehen durch eine allmälige Umwandlung in

*) Planer, Wiener Sitzungsber. Bd. 42.

die Peptone über. Zunächst werden diejenigen Eiweisskörper, die in löslicher Modification mit dem Magensaft in Berührung kommen, in die unlösliche Modification übergeführt: das Caseïn gerinnt, das lösliche Eiweiss bleibt zwar in der sauren Flüssigkeit gelöst, aber es fällt bei Neutralisation derselben als ein unlösliches Pulver nieder. Bei der weiteren Einwirkung tritt dann sogleich eigentliches Pepton auf. Neben diesem sind aber noch zwei andere Körper im Magensaft gelöst aufgefunden worden, die sich von einander und von dem Pepton in ihrem Verhalten etwas unterscheiden, und die man als Metapepton und als Parapepton bezeichnete. Unter ihnen wird das Metapepton aus der sauren Verdauungsflüssigkeit durch Zusatz von mehr Säure gefällt, während das Pepton und Parapepton in Lösung bleiben. Das Metapepton ist entschieden ein Uebergangsproduct der Eiweisskörper in Peptone, denn es nimmt an Menge ab und verschwindet endlich ganz, wenn man den Magensaft länger einwirken lässt. Das Parapepton ist dadurch ausgezeichnet, dass es bei der Neutralisation der sauren Verdauungsflüssigkeit niederfällt, während Pepton und Metapepton in Lösung bleiben. Die Bedeutung des Parapeptons ist noch zweifelhaft. In seinen Reactionen stimmt dasselbe vollständig mit dem Syntonin (§. 9) überein. Nach Meissner soll es sich von diesem nur dadurch unterscheiden, dass das Syntonin verdaut wird, also in Pepton übergeht, während dies bei dem Parapepton niemals der Fall sei. Nach Brücke fehlt auch dieser Unterschied: bei hinreichend langer Einwirkung des Magensaftes wandelt sich nach ihm alles Eiweiss in einen einzigen Körper, das Pepton, um. Das Parapepton (Syntonin) ist also nach Brücke ebenfalls ein Uebergangsproduct in Pepton, nach Meissner dagegen ein Nebenproduct des Peptons. Dieselbe Bedeutung schreibt der letztere Forscher dem übrigens nur bei der Verdauung des Caseïns entstehenden Dyspepton zu, das von selbst als feinflockiger Niederschlag zu Boden fällt, welcher in Wasser unlöslich ist, aber in mässig concentrirten Säuren gelöst werden kann.

Die Löslichkeitsverhältnisse des Peptons und der ihm verwandten Körper sind nach Obigem folgende: 1) Pepton ist in Wasser und in Säuren löslich, nur a-Pepton wird durch conc. Salpetersäure niedergeschlagen, 2) Metapepton ist in Wasser und verdünnten Säuren löslich, unlöslich aber in concentrirten Säuren, 3) Parapepton ist in Wasser unlöslich, aber löslich in verdünnten und concentrirten Säuren, 3) Dyspepton kann nur in mässig concentrirten Säuren gelöst werden. Metapepton ist aus seinen Lösungen nicht fällbar durch Alkohol, Parapepton wird durch Alkohol und Aether gefällt, Pepton ist erst in Alkohol von 83 Proc. unlöslich.

Die ersten Aufschlüsse über die Eigenschaften der Peptone verdanken wir Lehmann. Meissner, der das Metapepton, Parapepton und Dyspepton zuerst von den eigentlichen Peptonen trennte, hielt anfänglich das Metapepton und Parapepton beide für Nebenproducte der Peptone von der gleichen Bedeutung wie diese Brücke wies dann nach, dass das Metapepton bei der Fortdauer der

Verdauung sich verringere, und dass es also offenbar ein Uebergangsproduct von Albumin zu Pepton sei; Meissner schloss sich später dieser Ansicht an. Dagegen behauptet Brücke, dass Parapepton und Dyspepton bloss noch nicht umgewandeltes Eiweiss seien, und dass beide Körper daher ebenfalls mit der Zeit aus dem Verdauungsgemisch verschwinden; dem gegenüber fasst Meissner beide als Nebenproducte der Peptone auf und stützt sich dabei darauf, dass nach seinen Beobachtungen dieselben mit der Zeit nicht ab- sondern zunehmen. Neben den verschiedenen Peptonen und ihren Uebergangs- und Nebenproducten sah Meissner bei der Verdauung der Eiweisskörper noch einige Extractivstoffe entstehen, deren einer die Reactionen des Tyrosins zeigte *).

§. 79. Künstliche Magenverdauung. Theorie der Magenverdauung.

Um die Peptone und ihre Nebenproducte zur Untersuchung darzustellen, lässt man Magensaft ausserhalb des Körpers bei der Temperatur der innern Theile (34 — 38° C.) auf Albuminate einwirken. Statt des aus einer Fistel dem lebenden Thier entnommenen Magensaftes benützt man dabei zweckmässig einen künstlich, durch Mischen von Pepsin und Säure, bereiteten Magensaft, da sich dieser künstliche Magensaft leicht in Bezug auf seine Bestandtheile variiren und daher zur Feststellung der wirksamen Verdauungsstoffe sowie ihrer günstigen Mischung verwenden lässt. Es ergibt sich aus diesen Versuchen, dass nur eine Mischung von Säure und Pepsin die Albuminate in Peptone überzuführen vermag. Säure allein löst zwar einzelne Albuminate, ändert aber nicht wesentlich ihre sonstige Beschaffenheit. Bei Gegenwart von Pepsin allein verfallen die Albuminate der Fäulniss. Jede Säure kann mit Pepsin als Verdauungsmittel dienen, aber die Wirksamkeit der einzelnen Säuren ist eine sehr verschiedene: obenan steht die Salzsäure, ihr zunächst die Milchsäure, weit unwirksamer zeigen sich Essigsäure, Schwefelsäure u. s. w. Die wirklich im Magensaft vorkommenden Säuren sind also für die Umwandlung in Peptone die günstigsten. Ein bestimmter Gehalt der Verdauungsflüssigkeit an Säure und an Pepsin äussert die grösste verdauende Kraft, d. h. bewirkt am schnellsten die Verwandlung in Peptone, diese Umwandlung geschieht langsamer nicht nur, wenn man Säure und Pepsin in geringerer, sondern auch wenn man sie in grösserer Menge zur Anwendung bringt. Doch verhalten sich die einzelnen Eiweisskörper hierin etwas verschieden: frisches Blutfibrin verlangt z. B. nach Brücke 0,8 bis 1, coagulirtes Albumin 1,2 bis 1,6 Thle. Säure auf 1000 Thle. Verdauungsflüssigkeit. Vom Pepsin genügen im Allgemeinen minimale Quantitäten.

Die Zeit, welche die verschiedenen festen Albuminmodificationen, ge-

*) Lehmann, a. a. O. Meissner, Ztschr. f. rat. Med., 3. R., Bd. 7, 8, 10. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 37.

ronnenes Fibrin, Albumin, Syntonin u. s. w., zu ihrer Lösung in einer so dargestellten Verdauungsflüssigkeit brauchen, ist nicht erheblich verschieden. Einer viel längeren Zeit bedarf dagegen das flüssige Eiweiss. Die Verdaulichkeit des Albumins wird also durch die Gerinnung desselben vergrössert. Uebrigens werden durchweg die Stoffe in einem noch so wirksamen künstlichen Verdauungsgemisch viel langsamer gelöst als im lebenden Magen. Dies erklärt sich leicht theils aus den Bewegungen des letzteren theils aus der fortwährenden Wegschaffung der bereits verdauten Stoffe durch Resorption.

Die durch die künstlichen Verdauungsversuche ermittelte Thatsache, dass eine kleine Quantität Pepsin, ohne sich zu verändern, allmälig eine unbegrenzte Menge Eiweiss in Pepton überzuführen vermag, weist uns darauf hin, dass die Magenverdauung auf einem Gährungsvorgang beruht. Diese Gährung zeichnet sich dadurch aus, dass sie ausser dem eigentlichen Ferment, dem Pepsin, noch die Anwesenheit einer freien Säure erfordert, welche letztere sich nicht wie ein Ferment verhält sondern in um so grösserer Menge nothwendig ist, je mehr Pepton gebildet werden soll. Wir können uns hiernach den Chemismus der Magenverdauung vorläufig, ehe eine besser begründete Theorie vorliegt, folgendermassen erklären. Wir nehmen mit C. Schmidt an, das Pepsin bilde mit der Salzsäure eine gepaarte Verbindung, Chlorpepsinwasserstoffsäure. Diese Säure wird, wie in der Regel die sehr zusammengesetzten Verbindungen, sich leicht wieder in ihre beiden Paarlinge spalten. Nehmen wir nun an, dass eine solche Spaltung vorzugsweise beim Zusammentreffen mit Eiweisskörpern eintrete, so würde die Salzsäure im Moment ihres Freiwerdens Eiweiss lösen und in Pepton überführen, das zurückbleibende Pepsin würde sich aber mit einer neuen Quantität Säure verbinden können, worauf dieselbe Action von neuem begänne. So wäre erklärt, wie neben der in beliebig kleiner Quantität wirksamen Fermentsubstanz eine andere in bestimmter Menge erforderliche Substanz, die freie Säure, zur Verdauung der Eiweisskörper erfordert wird.

Eine künstliche Verdauungsflüssigkeit zum Zweck der Verdauung ausserhalb des Körpers wurde zuerst von Eberle dargestellt. Man bereitet sie jetzt allgemein so, dass man die Schleimhaut des Magens abpräparirt, einige Zeit in Wasser legt, dann durch Druck das in den Labdrüsen angehäufte Secret entfernt und mit etwas verdünnter Säure versetzt. Schon Eberle zeigte, dass weder verdünnte Säure noch der Auszug der Magenschleimhaut für sich, sondern nur beide zusammen eine verdauende Kraft äussern. Eberle glaubte aber noch, dass jedes Schleimhautsecret ebenso wie dasjenige des Magens wirken könne. Dies widerlegte erst Schwann, der dem Verdauungsferment den Namen Pepsin gab, und Wasmann that dar, dass nur das Secret der Labdrüsen des Magens, nicht der eigentliche Magenschleim dieses Verdauungsferment enthalte. Das gegenwärtig im Handel vorkommende Pepsin ist ein mit Amylum gemengtes Extract der Magenschleimhaut. Die Temperatur, bei welcher die Verdauung am schnellsten erfolgt, liegt bei künstlichen Verdauungsversuchen zwischen 35 und 45 ° C.

Blondlot vertheidigte die Meinung, dass die verschiedensten Säuren und sogar saure Salze gleiche Verdauungskraft besässen; in dem wirklichen Magensaft hielt er das saure phosphorsaure Natron für das neben Pepsin wirksame Princip, indem er das Vorkommen freier Säure gänzlich leugnete. Lehmann wies jedoch nach, das Salzsäure und Milchsäure bei weitem alle übrigen Säuren an verdauender Kraft übertreffen.

Den günstigsten Säure- und Pepsingehalt für die Umwandlung der verschiedenen Eiweisskörper in Peptone hat Brücke zu ermitteln gesucht und dabei gefunden, dass ein gewisser, sehr mässiger Säuregehalt am günstigsten für die Umwandlung ist, während dieselbe durch einen kleinern oder grössern Säuregehalt verlangsamt wird. Mit dem Gehalt an Pepsin steigt anfangs die Lösungsgeschwindigkeit, erreicht aber sehr bald ein Maximum, von wo an eine weitere Steigerung des Pepsingehaltes wirkungslos ist. Das Pepsin wirkt übrigens in so grosser Verdünnung, dass ein Verdauungsgemisch, das nur $^1/_{60000}$ davon enthält, noch eine grosse Menge geronnenen Albumin's zu lösen vermag *).

C. Verdauung im Dünndarm.

§. 80. Structur der secernirenden Organe des Darms.

Die Schleimhaut des Dünndarms besitzt zwei Formen absondernder Drüsen. Ueber den ganzen Dünndarm verbreitet und in dicht gedrängter Stellung zwischen den zahlreichen Zotten finden sich die schlauchförmigen Lieberkühn'schen Drüsen. Auf den Zwölffingerdarm beschränkt sind die traubenförmigen Schleimdrüsen des Dünndarms, die sogenannten Brunner'schen Drüsen. Ausserdem ergiessen zwei grössere mit dem Verdauungscanal verbundene Drüsen ihr Secret in den Anfang des Dünndarms, die Bauchspeicheldrüse und die Leber.

Die Lieberkühn'schen Drüsen bilden die Hauptmasse der Dünndarmschleimhaut. Sie münden zwischen den Zotten, welche sie umstellen, auf der Schleimhautoberfläche. (Siehe Fig. 27, §. 92.) Jede Drüse besteht aus einer homogenen Haut, auf deren Innenfläche sich cylindrische oder rundliche Epithelzellen befinden, die an der Mündung continuirlich in die Epithelzellen der Schleimhautoberfläche und der Zotten übergehen. Die Lieberkühn'schen Drüsen gleichen somit vollständig den in Fig. 23 abgebildeten Schleimdrüsen des Magens. Im Innern des Drüsenschlauchs sind die Zellen fortwährend in Zerfall begriffen und werden durch neue ersetzt. Man findet daher den Innenraum des Schlauchs innerhalb der Epithelschichte voll von einer körnigen Masse, die aus dem Zerfall der Drüsenzellen hervorgegangen ist. Zuweilen ist auch die ganze Drüse von dieser körnigen Masse erfüllt. Das

*) Eberle, Physiologie der Verdauung, Würzburg, 1834. Wasmann, de digestione nonnulla, Berolin. 1839. Lehmann, Brücke, a. a. O.

blinde Ende des Schlauchs ist, gleich den schlauchförmigen Drüsen des Magens, von Bindegewebe und einer dünnen Muskelschichte umgeben. Die Haargefässe umwinden die Drüsenschläuche in ähnlicher Weise wie die Drüsenschläuche des Magens.

Die Brunner'schen Drüsen sind kleine traubenförmige Drüsen, ähnlich den acinösen Drüsen der Mundhöhle (Fig. 20), die in der submucösen Bindegewebsschichte der Schleimhaut des Duodenums liegen, und deren Ausführungsgänge ebenfalls zwischen den Zotten münden. Sie finden sich besonders reichlich im Anfang des Duodenums und hören auf unter der Einmündungsstelle des Gallengangs.

Die Bauchspeicheldrüse (das Pankreas) gleicht in ihrer Textur den Speicheldrüsen. Die Drüsenbläschen sind von Epithelplättchen ausgekleidet und von einer Flüssigkeit erfüllt, in der sich zahlreiche Fettkörnchen suspendirt finden. Ausser ihrem Hauptausführungsgang, dem Wirsung'schen Gang, besitzt die Drüse noch einen kleineren Canal, der an der Seite des ersteren mündet. Neben beiden ergiessen ausserdem einige kleine, in der Darmwand liegende, acinöse Drüsen einen dem Bauchspeichel gleichenden Saft in das Duodenum: es sind die von Bernard beim Hunde entdeckten, von Klob auch beim Menschen nachgewiesenen Nebendrüsen des Pankreas.

Am eigenthümlichsten ist der Bau der Leber, der grössten Drüse des Verdauungscanals. Sie ist zugleich bei weitem die gefässreichste Drüse, indem dreierlei Blutgefässe in ihre Zusammensetzung eingehen und einen wesentlichen Theil ihres Parenchyms bilden. Das hauptsächlichste der blutzuführenden Gefässe ist die Pfortader, die sich meistens dichotomisch spaltet und mit ihren letzten Zweigen die mit blossem Auge sichtbaren kleinen Leberinselchen oder Leberläppchen umkreist. Es sind immer je zwei Gefässchen A und B (Fig. 24), die sich gabelig theilen, um in der Mitte mit einander zu verschmelzen, und um nach innen und aussen ein Capillarnetz zu entsenden. In der Mitte einer jeden Leberinsel sammeln sich die Capillaren zu einem abführenden Gefässe C, das senkrecht zu dem Capillarnetz steht und eine Wurzel zu einer Lebervene bildet. Die Lebervenen sammeln sich aus diesen das Blut aus den Leberinseln abführenden Gefässen und treten zu den grösseren in die untere Hohlader einmündenden Venenstämmen zusammen. Die Leberarterie steht zu den eigenthümlichen Functionen der Leber grösstentheils nur in mittelbarer Beziehung; ihre Aeste verlaufen nämlich mit den Zweigen der Pfortader und der Gallengänge und bilden die Ernährungsgefässe für die Wandungen beider Canäle, andere gehen zum serösen Bauchfellüberzug der

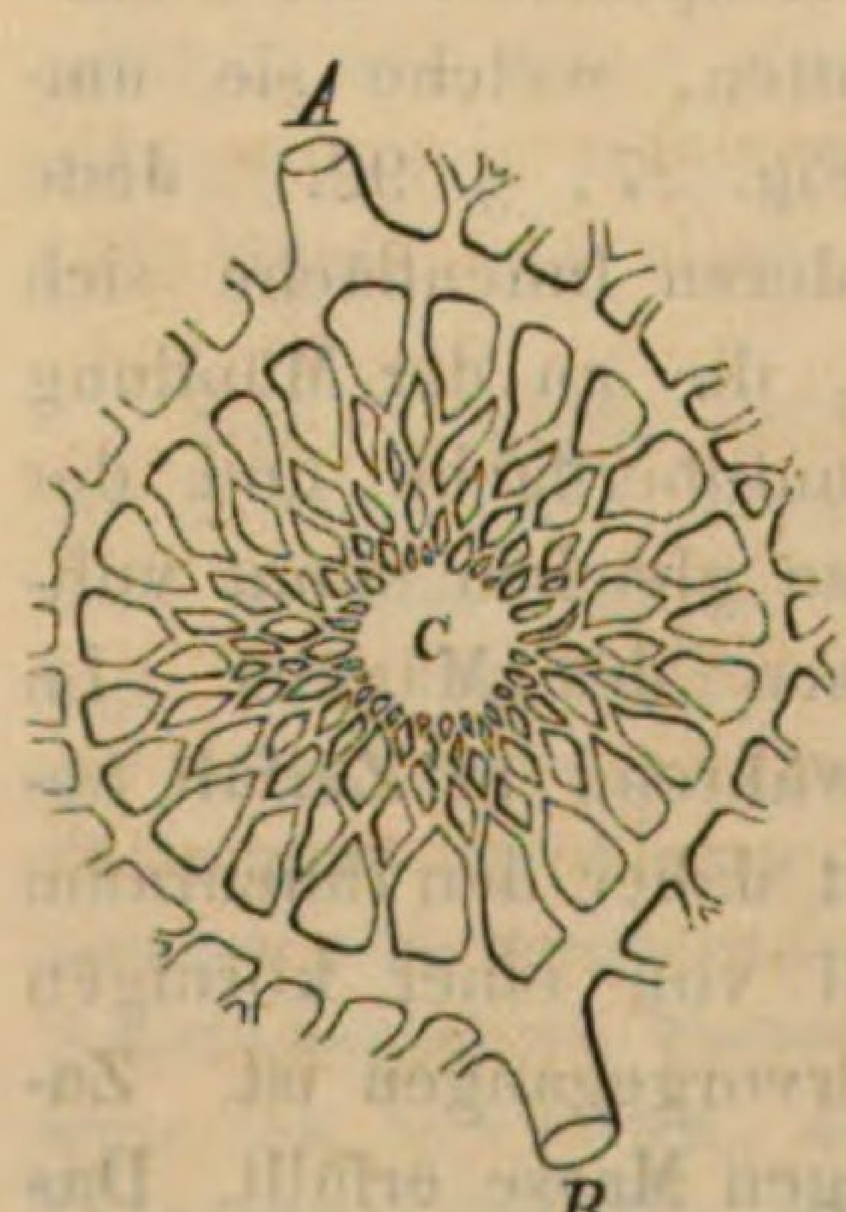


Fig. 24.

Leber. Die aus den Verzweigungen der Leberarterie hervorgehenden Venen münden jedoch in Pfortaderzweige ein, und es betheiligt sich dadurch auch das Leberarterienblut wenigstens theilweise an den Drüsenfunctionen der Leber, speciell an der Gallenabsonderung. Die Lymphgefässe beginnen nach Mac Gillavry mit einem die Blutcapillaren umgebenden, wahrscheinlich wandungslosen Netzwerk von Lymphgängen, so dass die Leberzellen theilweise unmittelbar von einem Lymphstrom umspült werden.

Das secernirende Parenchym der Leber besteht aus Zellen von der Form der Plattenepithelzellen. Diese Zellen besitzen entweder nur eine äusserst zarte Hülle, oder sie sind gänzlich membranlos. Sie enthalten einen deutlichen Kern mit Kernkörperchen und einen weichen Inhalt mit zahlreichen Elementarkörnchen, Fetttröpfchen und braunen Pigmentkörnchen. Sie erfüllen dicht die sämmtlichen Zwischenräume der von der Pfortader gebildeten Gefässnetze (Fig. 25).

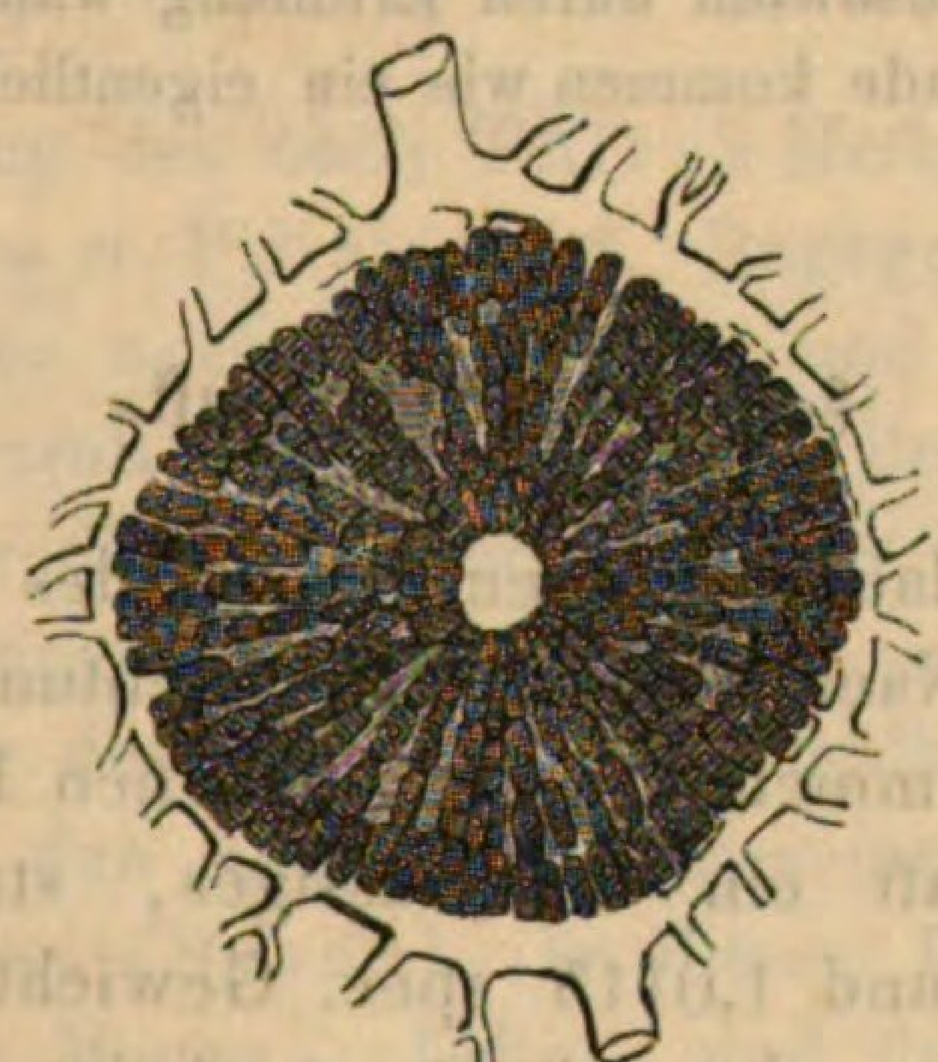


Fig. 25.

Hierdurch erhalten die Zellen eines jeden Leberinselchens eine regelmässige Anordnung, indem sie ein regelmässiges, alle Zwischenräume des Gefässnetzes ausfüllendes Balkensystem bilden. Ueber das Verhältniss der secernirenden Zellen zu den feinsten Gallencanälchen bestehen noch gegenwärtig zwei verschiedene Auffassungen. Nach der einen sind die Zellenbalken von äusserst feinen Membranen umgeben, die Zellen stellen somit den Inhalt von Drüsenschläuchen dar, welche in die grösseren, mit den Blutgefässen die Leberläppchen umspinnenden Gallencanäle einmünden; nach Beale sind jene Schläuche nicht vollkommen von den Zellen erfüllt, so dass neben ihnen noch Raum für den Abfluss des Secretes bleibt, nach Kölliker dagegen schliesst sich die Membran dicht an die Zellen an und muss also das Secret von Zelle zu Zelle diffundiren, bevor es in die Gallencanälchen gelangt. Nach einer zweiten, durch Injectionen von Gerlach, Andrejevic, Mac Gillavry u. A. gestützten Auffassung gehen von den Gallencanälchen äusserst feine Gallen-

capillare aus, welche die einzelnen Leberzellen selbst in einem zierlichen Netzwerk umspinnen.

Man führt gewöhnlich auch die geschlossenen Follikel des Dünndarms, die sogenannten solitären und Peyer'schen Follikel, unter den Drüsen auf. Diese Gebilde sind jedoch keine secernirenden Organe, sondern ohne Zweifel elementare Lymphdrüsen. Wir werden sie daher nebst den übrigen auf die Resorption bezüglichen Structurverhältnissen des Dünndarms (dem Epithel, den Zotten und den Lymphgefässanfängen) bei der Aufsaugung betrachten. Siehe §. 104.

Die Streitigkeiten über die Structur der Leber, die man früher bald für eine acinöse bald für eine tubulöse Drüse hielt, in letzter Zeit aber gewöhnlich für ein Organ erklärte, in welchem die secernirenden Zellen unmittelbar die Gefässe umgeben sollten, sind erst durch die neuesten Untersuchungen ihrem Ende nahe gekommen. Nach ihnen muss man die Leber, wie dies schon vor langer Zeit E. H. Weber vermuthete, jedenfalls für eine tubulöse Drüse erklären, deren Drüsenröhren ein zusammenhängendes Netzwerk bilden. Selbst das durch Injectionen dargestellte feine Netz um die einzelnen Leberzellen gibt aber keinen sichern Anhaltspunkt, welche der beiden oben erwähnten Auffassungen die richtige sei, da jenes Netz ebensowohl durch Erfüllung wandungsloser Zwischenräume zwischen den Zellen zu Stande kommen wie ein eigentliches Capillarnetz darstellen kann *).

§. 81. Der Darmsaft.

Das Secret der schlauchförmigen Drüsen des Darmcanals bezeichnet man als Darmsaft. Nach Thiry's Beobachtungen an isolirten, mit ihren Gefässen im Zusammenhange gebliebenen Dünndarmstrecken vom Hunde ist der Darmsaft ein dünnflüssiges, stark alkalisches Secret von gelblicher Farbe und 1,0115 spec. Gewicht, welches mit Säuren aufbraust und nach schwachem Ansäuern beim Erhitzen coagulirt. Er enthält etwa 2,5 Proc. feste Bestandtheile, nämlich 1,6 organische Stoffe und 0,9 Aschenbestandtheile; unter den organischen Stoffen befinden sich 0,8 Proc. Eiweiss, unter den unorganischen 0,3 Proc. kohlensaures Natron.

Man hat früher den Darmsaft theils durch doppelte Unterbindung einer Darmschlinge und Anlegung einer Fistel an derselben (Frerichs) theils durch Gewinnung der Darmsecrete nach Unterbindung des Wirsung'schen Gangs und des ductus choledochus (Zander) rein zu erhalten gesucht. Im ersten dieser Fälle war aber wahrscheinlich in Folge der unterbrochenen Blutzufuhr das Secret pathologisch verändert, im zweiten Falle waren Beimengungen (von Magensaft, Brunner'schem Drüsensecret, Nebenpankreas) nicht ausgeschlossen. Eine einwurfsfreie Methode hat erst Thiry eingeschlagen. Er zog bei Hunden aus einem Schnitt in der Linea alba eine Dünndarmschlinge hervor und schnitt aus

*) Man vergl. Gerlach's und Kölliker's Handbuch der Gewebelehre sowie Beale in den philosophical transactions, 1856. Mac Gillavry, Wiener Sitzungsber. Bd. 50.

dieser unter Schonung des Mesenteriums ein 10—15 Cm. langes Stück aus. Die Darmenden ober- und unterhalb des ausgeschnittenen Stücks wurden mittelst der Darmnaht mit einander vereinigt, das isolirte Darmstück wurde an seinem einen Ende zugenäht und in die Bauchhöhle zurückgebracht, mit dem andern offenen Ende in die Bauchwunde eingenäht. Ohne besondere mechanische oder chemische Reize war die Secretion fast gleich null. Durch mechanische Reize oder Betupfen mit Salzsäure wurde dagegen eine ziemlich reichliche Secretion erzielt. Die stärkste Absonderung betrug nach Thiry's Beobachtungen 4 Grms. auf 30 □ Cm. Oberfläche in der Stunde. Berechnungen über die normale Absonderungsmenge lassen sich jedoch hierauf nicht gründen, da innerhalb des Darmrohrs je nach Zeit, Qualität und Quantität der Nahrungsaufnahme ohne Zweifel die Secretion in hohem Grade wechselt. Nach der Brücke'schen Methode der Pepsingewinnung kann auch aus dem Darmsaft ein stickstoffhaltiger Fermentkörper gewonnen werden. Dieser unterscheidet sich aber von dem Pepsin dadurch, dass er nur in alkalischen Lösungen Eiweisskörper (Fibrin) verdaut; neutralisirt oder angesäuert wird er unwirksam.

§. 82. Verdauung durch den Darmsaft.

Die einzige Wirkung des nach Thiry's Methode gewonnenen reinen Darmsaftes ist die, dass er Fibrin löst. Dagegen wirkt derselbe weder auf andere Eiweiskörper noch auf Amylum und Fette. Mit diesen Versuchen am reinen Darmsaft stimmen aber die Beobachtungen nicht überein, welche man über die Veränderungen des Darminhaltes der Thiere macht, wenn die Zumengung anderer Secrete ausgeschlossen ist entweder durch Unterbindung des Dünndarms oberhalb der beobachteten Stelle (Zander) oder durch den Ausfluss des gesammten oberen Darminhalts aus einer Dünndarmfistel (Busch). In diesen Fällen fand sich nämlich stets, dass in dem vom Magen-, Leber- und Pankreassecret getrennten Darmabschnitt nicht nur die Albuminate, wenn gleich in beschränktem Maasse, in Peptone übergeführt, sondern dass auch ziemlich beträchtliche Mengen von Stärkmehl in Zucker umgewandelt werden können. Wir besitzen noch keine zureichende Erklärung dieses Widerspruchs. Aber der Umstand, dass der aus Darmfisteln ausfliessende spärliche Saft stets trüb ist und bis zu 5 Proc. fester Bestandtheile enthält, also sich von dem Thiry'schen Saft wesentlich unterscheidet, vermag uns wohl einige Anhaltspunkte zu bieten. Während der letztere wahrscheinlich als das reine Secret der Drüsenzellen zu betrachten ist, finden sich in jener trüben Absonderung zugleich Drüsenzellen und Schleimhautepithelien theils aufgelöst theils suspendirt, daher man hier mit Essigsäure einen reichlichen Mucinniederschlag erhält. Gerade diese Beimengungen bewirken aber, wie es scheint, eine Zersetzung, wobei sich Gährungsfermente entwickeln, während der Eiweissgehalt des reinen Secretes, vermuthlich auf Kosten dieser Fermente, verschwindet. Wir können demnach als wahrscheinlich aussprechen, dass der Darmsaft seine schwache eiweissverdauende Wirkung einem schon im reinen Drüsensecret enthal-

tenen Fermente verdankt, während die Wirkung auf Amylum, wodurch dieses in Zucker und letzterer weiterhin in Milchsäure, Buttersäure, Propionsäure u. s. w. übergeführt wird, erst durch Fermente zu Stande kommt, welche sich bei der Zersetzung des unreinen Secretes bilden.

Das Vermögen, Stärke in Zucker umzuwandeln, hat schon Frerichs an dem von ihm gewonnenen Darmsaft nachgewiesen, und Busch hat dasselbe für den menschlichen Darmsaft bestätigt. Nach Letzterem waren z. B. von trockener Stärke in kurzer Zeit 63,5 Proc. als Zucker gelöst worden. Rohrzucker wurde aber nicht in Traubenzucker umgewandelt. Das Lösungsvermögen für Albuminate hat zuerst Zander unter Bidder's und Schmidt's Leitung bei Fleischfressern dargethan, indem er den Darm unterhalb des Pylorus durch einen Kork verschloss und dann in das untere Darmstück gewogene Mengen Eiweiss in Tüllsäckchen eingenäht brachte. Nach 5–6 Stunden waren 93—95 Proc. der festen Bestandtheile des Albumins verschwunden. Viel geringer scheint nach Busch's Beobachtungen das Lösungsvermögen des menschlichen Darmsaftes für Albuminate. Ueber das Verhalten der erzeugten Peptone fehlen noch nähere Untersuchungen *).

§. 83. Der Bauchspeichel.

Das Secret des Pankreas verhält sich nach der Art seiner Gewinnung wesentlich verschieden. Sammelt man dasselbe aus der eben angelegten Fistel eines in der Verdauung begriffenen Thieres, so erhält man eine farblose, zähe und stark alkalische Flüssigkeit mit 10 Proc. fester Bestandtheile, die unter 0° abgekühlt einen in Wasser gequollenen Albuminkörper ausscheidet, welcher minder alkalisch reagirt als die über ihm stehende Flüssigkeit. Dieses Secret enthält ferner nachweislich drei Fermentkörper, von denen der erste Stärke in Zucker überführt, der zweite die Fette in Fettsäure und Glycerin zerlegt und der dritte Eiweisskörper in Peptone umwandelt. Sammelt man dagegen pankreatischen Saft aus einer dauernden Fistel, die man durch Verheilung der am Wirsung'schen Gang angebrachten Oeffnung mit den Bauchdecken erhalten hat, so gewinnt man ein dünnflüssiges Secret von ebenfalls alkalischer Reaction, das nur 1,5 bis 5 Proc. fester Bestandtheile enthält und in reichlicherer Menge abgesondert wird. Dieses Secret enthält ebenfalls Albumin, aber nicht den eigenthümlichen unter 0° sich abscheidenden Albuminkörper; es enthält ferner nur zwei Fermente: eines, das Stärke in Zucker überführt, und ein zweites, das Fette zerlegt, dagegen ist in ihm ein eiweissverdauender Fermentkörper nicht nachzuweisen. Beide Secrete, sowie auch die Drüsensubstanz selbst, enthalten ausser-

*) Frerichs, Art. Verdauung. Zander, de succo enterico, dissert. Dorpat 1850. Bidder und Schmidt a. a. O. Busch, Virchow's Archiv Bd. 14. (Beobachtungen an einer Frau mit Dünndarmfistel.) Thiry, Wiener Sitzungsberichte Bd. 50, 1864.

dem Leucin, in Alkohol lösliche Extractivstoffe und geringe Quantitäten von Fett; andere Körper, wie Tyrosin, Milchsäure, flüchtige Fettsäuren sind nicht in der frischen Drüse, wohl aber in dem sich zersetzenden Safte oder Extract derselben zu finden.

Von den drei Fermentkörpern des Bauchspeichels konnten bis jetzt nur das Stärke- und das Eiweisferment isolirt werden. Das Stärkeferment wurde von Cohnheim auf dieselbe Weise wie das Ptyalin aus dem Mundspeichel gewonnen, es ist höchst wahrscheinlich mit diesem identisch. Das Eiweissferment wurde von Danilewsky mittelst mechanischer Füllung durch Collodium dargestellt. Beide Fermente sind stickstoffhaltig, geben aber keine Albuminreactionen. Das Eiweissferment scheint nur während der Zeit der Verdauung im Bauchspeichel aufzutreten.

Die Menge des in einer bestimmten Zeit abgesonderten Bauchspeichels ist bei temporären und bei permanenten Fisteln eine verschiedene. So erhielten Bidder und Schmidt aus der temporären Fistel eines Hundes in achtstündiger Beobachtung eine Menge, die für 24 Stunden berechnet nur 2,3 Gramme auf 1 Kilogr. Körpergewicht ergeben würde. Nach Ludwig und Weinmann entspricht das aus einer permanenten Fistel kommende Secret einer täglichen Quantität von 35 Grammen auf 1 Kilogr. Diese Zahlen sind aber schon desshalb unsicher, weil in beiden Fällen die Secretion beträchtliche Schwankungen zeigt. Die Absonderung nimmt zu nach der Aufnahme von Nahrung, nach der Aufnahme von Wasser erreicht sie in wenigen Minuten, nach dem Genuss fester Nahrung in $^1|_4$ bis $^1|_2$ Stunde das Maximum ihrer Geschwindigkeit. Von einem Hunde mit permanenter Fistel erhielt Weinmann in der ersten Stunde nach reichlicher Fütterung 97,8 Gr., nach 45stündigem Hungern in derselben Zeit nur 0,48 Gr.

Ueber die Ursachen des Unterschieds der Absonderung aus temporären und permanenten Fisteln herrscht fast völliges Dunkel; ebenso besteht darüber noch Streit, welches dieser Secrete als das normale zu betrachten sei. Die Beobachter an temporären Fisteln, Bidder und Schmidt, Bernard, sind geneigt anzunehmen, dass die dauernde Ablenkung des Saftes nach aussen, wie sie die permanente Fistel herbeiführe, die Secretion alterire. Ludwig, der zuerst permanente Fisteln anlegte, vermuthete im Gegentheil, dass die dickflüssige Absonderung der temporären Fisteln in Folge einer durch die Eröffnung der Unterleibshöhle gesetzten Störung der Innervation abnorm sei. Anderseits ist jedoch zu bedenken, dass der Bauchspeichel innerhalb des Darmcanals jedenfalls Eiweisskörper verdaut, während diese Eigenschaft dem dünnflüssigen Secret nicht zukommt. Es ist übrigens wohl möglich, dass ein vollkommen normales Secret nach beiden Methoden nicht gewonnen wird. Insbesondere steht in Erwägung der zahlreichen Nerven vom Vagus und Sympathicus, die sich zum Pankreas begeben, zu erwarten, dass die Operation stets die Innervation der Drüse stören werde. Vielleicht bietet der Umstand, dass das Secret der permanenten Fistel dem Chordaspeichel, das Secret der temporären dem Sympathicusspeichel der Submaxillaris (§. 72) zu entsprechen scheint, einen Anhaltspunkt für künftige Untersuchungen.

Doch ist ein Einfluss der Innervation auf die Absonderung noch nicht durch directe Versuche nachgewiesen.

Nach C. Schmidt enthält in 1000 Theilen:

	1. Der Saft einer permanenten Fistel	2. Der Saft einer temporären Fistel.
Wasser	980,45	900,76
Feste Stoffe	11,55	99,24
Eiweisskörper u. Fermente	12,71	90,44
Salze	6,84	8,80

Die Salze sind Natron, Kalk und Bittererde, Chlornatrium, Chlorkalium, phosphors. Kalk und Bittererde, dreibas. phosphors. Natron. Das Eiweissferment gewann Danilewsky, indem er das frische Secret mit Wasser verdünnte und dann demselben Collodiumlösung zusetzte. Durch letztere, welche in der wässerigen Lösung eine gallertige Fällung erfährt, wird das Eiweissferment mechanisch niedergerissen. Durch Auswaschen mit Wasser wird zuerst der Niederschlag von anhaftendem Albumin gereinigt und dann das Collodium in Alkoholäther wieder gelöst. Der zurückbleibende farblose Körper verdaut in wässeriger Lösung sehr rasch Albuminstoffe*).

§. 84. Verdauung durch den Bauchspeichel.

Dem pankreatischen Safte werden drei Verdauungsfunctionen zugeschrieben: 1) die Umwandlung von Stärkmehl in Zucker, 2) die feine Vertheilung und theilweise chemische Zerlegung der Fette, und 3) die Umwandlung von Eiweisskörpern in Peptone.

Das Vermögen, Stärkmehl in Zucker umzuwandeln, besitzt der Bauchspeichel in höherem Grade als der Mundspeichel. Durch Zutritt von Magensaft oder Galle wird dasselbe nicht beeinträchtigt.

Auf Fette wirkt der Bauchspeichel sowohl mechanisch als chemisch ein. Mit flüssigem Fett geschüttelt, führt er dieses in eine Emulsion über, die beim Stehen nicht wieder verschwindet; er zerlegt ausserdem einen Theil des Fetts in Fettsäure und Glycerin, von denen die erstere bei Vorhandensein von freiem Alkali in der Flüssigkeit sich mit diesem zu einer Seife verbindet. Ob der Bauchspeichel diese Wirkung auch im Organismus ausübt und dadurch wesentliches Verdauungsmittel der Fette wird, ist noch streitig. Während Bernard behauptet, nach Absperrung des Bauchspeichels vom Darm durch Unterbindung des pankreatischen Gangs trete kein Fett mehr in die aufsaugenden Chylusgefässe über, fanden Schiff, sowie Colin und Bérard, dass sogar nach Exstirpation des Pankreas die Fette in nicht merklich verminderter

*) Bidder u. Schmidt a. a. O. Schmidt, Ann. der Chemie u. Pharm., Bd. 92. A. Weinmann, Zeitschr. f. rat. Medicin, N. F. Bd. 3. Bernard, leçons de physiologie, 1856. Corvisart, collection de mémoires sur une function du pancréas. Paris 1857—63. Ludwig, Lehrb. der Physiologie, Bd. 2. Danilewsky, Archiv f. pathol. Anatomie Bd. 25, 1862.

Menge verdaut werden. In den Fällen aber, wo beim Menschen das Pankreas degenerirt war, hat man bald Abmagerung und mangelnde Fettverdauung, bald keinerlei Störung dieser Art beobachtet. Nach diesen Thatsachen scheint es sicher, dass der pankreatische Saft jedenfalls nicht das ausschliessliche Mittel der Fettverdauung ist. Dagegen ist es anderseits ebenso zweifellos, dass er neben den andern Secreten, der Galle und dem Darmsaft, einen Einfluss auf die Fettverdauung besitzt, indem er theils die Fette in feine Emulsionen überführt und dadurch unmittelbar zur Resorption geeignet macht, theils dieselben in Fettsäure und Glycerin zerlegt. Es ist von Wichtigkeit, dass letztere Zerlegung auch im neutralisirten und angesäuerten Safte vor sich geht, während sie durch die Kochhitze zerstört wird. Hieraus ergibt sich unmittelbar, dass die Wirkung nicht etwa von freiem Alkali sondern von einem Fermentkörper ausgeht. Dagegen wird die Emulsirung der Fette ohne Zweifel durch den im Saft gelösten Eiweisskörper bewirkt.

Die Versuche Bernard's mit Unterbindung des pankreatischen Gangs sind von Frerichs, Bidder und Schmidt, Lenz u. A. mit dem entgegengesetzten Erfolg wiederholt worden. Bernard hat dagegen eingewandt, dass in den Versuchen seiner Gegner einerseits ein zweiter kleinerer pankreatischer Gang und anderseits eine Anzahl kleiner Drüsen in der Darmwand (s. g. Nebenpankreas) übersehen worden seien. Von dem ersteren Einwurf sind jedoch die Versuche mit Exstirpation der Pankreas frei, ebenso andere Versuchsreihen von Colin und Bérard, in welchen diese bei Hunden beide Ausführungsgänge unterbanden oder bei Rindern eine Fistel des pankreatischen Gangs anlegten und die Abwesenheit eines zweiten Gangs constatirten, trotzdem aber den Uebertritt von Fett in den Chylus des Milchbrustgangs nachwiesen. Ein vorhandenes Nebenpankreas würde bei seiner Kleinheit nicht erklären, wie die Fettverdauung nach Unterbindung der pankreatischen Gänge so wenig gestört werden kann. Diejenigen, welche die fettverdauende Wirkung des Bauchspeichels ganz negiren, legen auf die mechanische und chemische Wirkung, die man mit ihm ausserhalb des Organismus ausüben kann, desshalb kein Gewicht, weil sie behaupten, in den Darmtheilen, in welchen eine chemische Zerlegung der Fette stattfinden könne, existire überhaupt wenig Bauchspeichel mehr, ob aber die emulsirende Wirkung, die man durch Schütteln hervorbringe, auch im Darm entstehe, sei fraglich. Was übrigens jene chemische Zerlegung in Fettsäure und Fettbasis betrifft, die man unzweifelhaft mit reinem Bauchspeichel bewirken kann, so beruht dieselbe nicht, wie man früher oft geglaubt hat, auf einer Verseifung, d. h. auf unmittelbarem Binden an freies Alkali, sondern es wird zunächst die Fettsäure frei und ist z. B. bei der Einwirkung von Bauchspeichel auf Butter sowohl durch den Buttersäuregeruch wie durch die Röthung von Lakmuspapier nachzuweisen.

Die Eiweisskörper werden durch den Bauchspeichel verdaut und in die nämlichen löslichen Peptone übergeführt, die der Magensaft aus ihnen bildet. Dagegen fehlt nach Meissner in den Verdauungsproducten das Parapepton, und das im Magen entstandene Parapepton wird durch den Bauchspeichel in Pepton übergeführt. Die noch im Duodenum der Fleischfresser vorhandene freie Säure scheint insofern begünstigend

Doch ist ein Einfluss der Innervation auf die Absonderung noch nicht durch directe Versuche nachgewiesen.

Nach C. Schmidt enthält in 1000 Theilen:

	1. Der Saft einer permanenten Fistel	2. Der Saft einer temporären Fistel.
Wasser	980,45	900,76
Feste Stoffe	11,55	99,24
Eiweisskörper u. Fermente	12,71	90,44
Salze	6,84	8,80

Die Salze sind Natron, Kalk und Bittererde, Chlornatrium, Chlorkalium, phosphors. Kalk und Bittererde, dreibas. phosphors. Natron. Das Eiweissferment gewann Danilewsky, indem er das frische Secret mit Wasser verdünnte und dann demselben Collodiumlösung zusetzte. Durch letztere, welche in der wässerigen Lösung eine gallertige Fällung erfährt, wird das Eiweissferment mechanisch niedergerissen. Durch Auswaschen mit Wasser wird zuerst der Niederschlag von anhaftendem Albumin gereinigt und dann das Collodium in Alkoholäther wieder gelöst. Der zurückbleibende farblose Körper verdaut in wässeriger Lösung sehr rasch Albuminstoffe*).

§. 84. Verdauung durch den Bauchspeichel.

Dem pankreatischen Safte werden drei Verdauungsfunctionen zugeschrieben: 1) die Umwandlung von Stärkmehl in Zucker, 2) die feine Vertheilung und theilweise chemische Zerlegung der Fette, und 3) die Umwandlung von Eiweisskörpern in Peptone.

Das Vermögen, Stärkmehl in Zucker umzuwandeln, besitzt der Bauchspeichel in höherem Grade als der Mundspeichel. Durch Zutritt von Magensaft oder Galle wird dasselbe nicht beeinträchtigt.

Auf Fette wirkt der Bauchspeichel sowohl mechanisch als chemisch ein. Mit flüssigem Fett geschüttelt, führt er dieses in eine Emulsion über, die beim Stehen nicht wieder verschwindet; er zerlegt ausserdem einen Theil des Fetts in Fettsäure und Glycerin, von denen die erstere bei Vorhandensein von freiem Alkali in der Flüssigkeit sich mit diesem zu einer Seife verbindet. Ob der Bauchspeichel diese Wirkung auch im Organismus ausübt und dadurch wesentliches Verdauungsmittel der Fette wird, ist noch streitig. Während Bernard behauptet, nach Absperrung des Bauchspeichels vom Darm durch Unterbindung des pankreatischen Gangs trete kein Fett mehr in die aufsaugenden Chylusgefässe über, fanden Schiff, sowie Colin und Bérard, dass sogar nach Exstirpation des Pankreas die Fette in nicht merklich verminderter

*) Bidder u. Schmidt a. a. O. Schmidt, Ann. der Chemie u. Pharm., Bd. 92. A. Weinmann, Zeitschr. f. rat. Medicin, N. F. Bd. 3. Bernard, leçons de physiologie, 1856. Corvisart, collection de mémoires sur une function du pancréas. Paris 1857—63. Ludwig, Lehrb. der Physiologie, Bd. 2. Danilewsky, Archiv f. pathol. Anatomie Bd. 25, 1862.

Menge verdaut werden. In den Fällen aber, wo beim Menschen das Pankreas degenerirt war, hat man bald Abmagerung und mangelnde Fettverdauung, bald keinerlei Störung dieser Art beobachtet. Nach diesen Thatsachen scheint es sicher, dass der pankreatische Saft jedenfalls nicht das ausschliessliche Mittel der Fettverdauung ist. Dagegen ist es anderseits ebenso zweifellos, dass er neben den andern Secreten, der Galle und dem Darmsaft, einen Einfluss auf die Fettverdauung besitzt, indem er theils die Fette in feine Emulsionen überführt und dadurch unmittelbar zur Resorption geeignet macht, theils dieselben in Fettsäure und Glycerin zerlegt. Es ist von Wichtigkeit, dass letztere Zerlegung auch im neutralisirten und angesäuerten Safte vor sich geht, während sie durch die Kochhitze zerstört wird. Hieraus ergibt sich unmittelbar, dass die Wirkung nicht etwa von freiem Alkali sondern von einem Fermentkörper ausgeht. Dagegen wird die Emulsirung der Fette ohne Zweifel durch den im Saft gelösten Eiweisskörper bewirkt.

Die Versuche Bernard's mit Unterbindung des pankreatischen Gangs sind von Frerichs, Bidder und Schmidt, Lenz u. A. mit dem entgegengesetzten Erfolg wiederholt worden. Bernard hat dagegen eingewandt, dass in den Versuchen seiner Gegner einerseits ein zweiter kleinerer pankreatischer Gang und anderseits eine Anzahl kleiner Drüsen in der Darmwand (s. g. Nebenpankreas) übersehen worden seien. Von dem ersteren Einwurf sind jedoch die Versuche mit Exstirpation der Pankreas frei, ebenso andere Versuchsreihen von Colin und Bérard, in welchen diese bei Hunden beide Ausführungsgänge unterbanden oder bei Rindern eine Fistel des pankreatischen Gangs anlegten und die Abwesenheit eines zweiten Gangs constatirten, trotzdem aber den Uebertritt von Fett in den Chylus des Milchbrustgangs nachwiesen. Ein vorhandenes Nebenpankreas würde bei seiner Kleinheit nicht erklären, wie die Fettverdauung nach Unterbindung der pankreatischen Gänge so wenig gestört werden kann. Diejenigen, welche die fettverdauende Wirkung des Bauchspeichels ganz negiren, legen auf die mechanische und chemische Wirkung, die man mit ihm ausserhalb des Organismus ausüben kann, desshalb kein Gewicht, weil sie behaupten, in den Darmtheilen, in welchen eine chemische Zerlegung der Fette stattfinden könne, existire überhaupt wenig Bauchspeichel mehr, ob aber die emulsirende Wirkung, die man durch Schütteln hervorbringe, auch im Darm entstehe, sei fraglich. Was übrigens jene chemische Zerlegung in Fettsäure und Fettbasis betrifft, die man unzweifelhaft mit reinem Bauchspeichel bewirken kann, so beruht dieselbe nicht, wie man früher oft geglaubt hat, auf einer Verseifung, d. h. auf unmittelbarem Binden an freies Alkali, sondern es wird zunächst die Fettsäure frei und ist z. B. bei der Einwirkung von Bauchspeichel auf Butter sowohl durch den Buttersäuregeruch wie durch die Röthung von Lakmuspapier nachzuweisen.

Die Eiweisskörper werden durch den Bauchspeichel verdaut und in die nämlichen löslichen Peptone übergeführt, die der Magensaft aus ihnen bildet. Dagegen fehlt nach Meissner in den Verdauungsproducten das Parapepton, und das im Magen entstandene Parapepton wird durch den Bauchspeichel in Pepton übergeführt. Die noch im Duodenum der Fleischfresser vorhandene freie Säure scheint insofern begünstigend

zu wirken, als sie die faulige Zersetzung der Eiweisskörper hindert, während, wenn der Bauchspeichel in alkalischer Flüssigkeit auf diese einwirkt, neben der Peptonbildung stets zugleich Fäulniss eintritt. Diese letztere findet ohne Zweifel auch im Organismus neben der Verdauung in den weiter nach unten gelegenen Theilen des Dünndarms statt. Die Fähigkeit Eiweiss zu verdauen kommt jedoch dem pankreatischen Secret nur während der im Magen und Darm stattfindenden Verdauung zu. Diese veränderte Secretion während des Verdauungsprocesses ist von einer sichtbaren Schwellung und Bluterfüllung der Drüse begleitet.

Dass der Bauchspeichel Eiweiss verdaue, wurde zuerst von Bernard behauptet. Nach seiner Ansicht aber sollte nur der Bauchspeichel im Verein mit der Galle die eiweissverdauende Kraft besitzen, indem die vom Magensaft gelösten Eiweiskörper durch die Galle niedergeschlagen und durch den pankreatischen Saft wieder aufgelöst, die vom Magensaft nicht gelösten Eiweisskörper aber durch Galle und Bauchspeichel gemeinschaftlich gelöst werden sollten. Erst Corvisart bewies hauptsächlich durch künstliche mit Pankreasinfus oder mit dem aus Pankreasfisteln gewonnenen Safte angestellte Verdauungsversuche, dass der Bauchspeichel allein die Fähigkeit besitze Eiweisskörper zu verdauen und in lösliche Peptone überzuführen. Zugleich fand Corvisart, dass die Gegenwart von Pepsin die Wirksamkeit des Pankreasfermentes störe; dies hindert jedoch nicht, dass der Pankreassaft im Organismus seine verdauende Wirkung ausübt, da das Pepsin durch die Beimischung der Galle seine Wirksamkeit einbüsst. Meissner hat endlich die von Schiff und Corvisart bestätigte Entdeckung gemacht, dass nur das Pankreassecret von in Verdauung begriffenen Thieren Eiweisskörper zu lösen vermöge, und dass diese Lösung ohne Fäulniss erfolge, so lange sie in einer sauren Flüssigkeit vor sich gehe. Hieraus erklären sich ohne Zweifel die widersprechenden Beobachtungen von Keferstein und Hallwachs und von Andern, welche die eiweissverdauende Wirkung des Bauchspeichels ganz leugneten. Auf die Thatsache, dass der Bauchspeichel nur während der Verdauungszeit eiweissverdauende Kraft besitzt, hat Schiff die Hypothese gegründet, das Pankreas werde durch vom Magen und Darm aus resorbirte Verdauungsproducte gleichsam geladen; diese Ladung soll abhängig sein von Veränderungen, welche die resorbirten Stoffe innerhalb der Milz zuvor erfahren müssen; denn Exstirpation der Milz störe die eiweissverdauende Kraft des Pankreas Die Ladung geschieht nach Schiff hauptsächlich in Folge der Resorption von Peptonen oder von Dextrin durch die Lymphgefässe des Magens, und die Resorption der gleichen Stoffe vom Darm aus soll nur dann die Fermentbildung bewirken, wenn der Magen zugleich Stoffe resorbirt, welche letzteren dann aber die Eigenschaft der Ladung für sich nicht zu besitzen brauchen*).

*) Bernard mém sur le pancréas et sur le rôle du suc pancréatique, Paris 1856. Frerichs, Art. Verdauung. Bidder und Schmidt, die Verdauungssäfte und der Stoffwechsel. Weinmann, Zeitschr. f. rat. Medicin, N. F., Bd. 3. Corvisart, ebend. 3. R., Bd. 7. Meissner, ebend. Schiff, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 2.

§. 85. Die Galle.

Die Galle ist im frischen und unvermischten Zustand eine klare dunkelgelbe oder grüne Flüssigkeit von bitterm Geschmack, eigenthümlichem Geruch und neutraler Reaction. Ihr specifisches Gewicht beträgt im Mittel 1,03. Die wichtigsten Bestandtheile der Galle sind: die gepaarten Gallensäuren, die Gallenfarbstoffe, das Cholesterin, Fette (Palmitin und Oleïn), Seifen (palmitin- und ölsaure Alkalien) und unorganische Stoffe, nämlich theils Alkalien, die an die Gallensäuren und Fettsäuren gebunden sind, besonders Natron, theils Salze, unter ihnen in grösster Menge Chlornatrium, ausserdem geringe Quantitäten von phosphorsaurem und kohlensaurem Natron, phosphorsaurem Kalk und Bittererde, sowie Spuren von Eisen und Mangan. In der Galle, die sich in der Gallenblase angesammelt hat, findet sich als Beimengung immer auch Schleim, welcher der Galle eine zähere Beschaffenheit ertheilt und ihre Reaction aus einer neutralen in eine alkalische umwandelt.

Unter den aufgeführten Bestandtheilen sind die gepaarten Gallensäuren die wichtigsten; ihre Menge allein beträgt etwa 70 Proc. der festen Bestandtheile. Sie finden sich in der Galle in der Form von Natronsalzen. Die Menschengalle enthält vorwiegend taurocholsaures, sehr wenig glykocholsaures Natron. Im Ganzen scheint bei den Fleischfressern die Taurocholsäure, bei den Pflanzenfressern die Glykocholsäure zu überwiegen. Der Farbstoffe enthält die Galle zwei, nämlich das Biliphäin (auch Bilirubin, Bilifulvin, Cholepyrrhin) und das Biliverdin. Das Biliphäin bildet rein dargestellt nach Brücke rothe Krystalle, die in ihren Eigenschaften vollständig dem Hämatoidin gleichen; nach kurzem Stehen an der Luft wandelt es sich in Biliverdin um. Bei der Zersetzung der Galle in der Leiche geht es in einen braungelben Farbstoff, das Biliprasin, über. Das Cholesterin ist in der normalen Galle nur in sehr geringer Menge enthalten und wird hier von der Taurocholsäure gelöst gehalten, seine massenhaftere Erzeugung gibt am häufigsten Veranlassung zu Concrementbildungen in der Gallenblase, die dann gewöhnlich theils mit phosphorsaurem Kalk theils mit den zuweilen an Kalk gebundenen Farbstoffen gemengt sind.

Die Gesammtmenge der festen Gallenbestandtheile ist etwas veränderlich. Bidder und Schmidt fanden in dem frischen Lebersecret von Hunden, Katzen und Schafen, welches aus Gallenfisteln gewonnen wurde, im Mittel nur 5 Proc. fester Bestandtheile. Bei längerem Aufenthalt in der Gallenblase stieg diese Grösse auf 8—20 Proc. Demgemäss ist wahrscheinlich auch der Gehalt der Menschengalle an festen Bestandtheilen, der von Frerichs und Gorup-Besanez bei Enthaupteten zu 9—14 Proc. gefunden wurde, für das unmittelbar aus der Leber kommende Secret etwas niedriger anzunehmen. Ohne Zweifel

findet sonach bei längerem Aufenthalte in der Gallenblase durch die Gefässe der letzteren eine Resorption von Wasser statt.

Wir geben im Folgenden eine Analyse der Blasengalle eines enthaupteten 49jährigen Mannes nach Gorup-Besanez:

Wasser	822,7
Feste Stoffe	177,3
Gallensaure Alkalien	107,9
Fett und Cholesterin	47,3
Schleim mit Farbstoff	22,1
Salze	10,8
	1000,0

Unter den Aschenbestandtheilen überwiegt bedeutend das Natron (36 proc.) und das Kochsalz (27 proc.).

Eine Lösung eingedickter Galle in conc. Schwefelsäure zeigt nach Pflüger Fluorescenz: sie erscheint im durchfallenden Lichte dunkelroth, im auffallenden grün. Setzt man Zucker und conc. Schwefelsäure zu Galle, so entsteht eine tiefrothe Färbung (Pettenkofer'sche Reaction), die von den Gallensäuren herrührt, daher auch diese Reaction mit reiner Gallensäure gelingt. Setzt man tropfenweise zur Galle von einer Salpetersäure, die salpetrige Säure enthält, so entsteht ein Farbenwechsel von Grün in Blau, Violett, Roth und Gelb. Diese Reaction ist von der Gegenwart des Biliphäin abhängig.

Das Biliphäin und Biliverdin hat Brücke durch Chloroform von einander getrennt. Das Biliphäin löst sich in Chloroform, verdampft man die Lösung und nimmt sie dann in Alkohol auf, so scheidet sich der Farbstoff aus letzterem in Krystallen ab. Das Biliverdin krystallisirt in unvollkommnen rhombischen Plättchen, das Biliprasin ist amorph.

Ueber die Zusammensetzung und die optischen Eigenschaften der Gallensäuren und des Cholesterins vergl. §. 12. Die Beziehung der Gallenfarbstoffe zu einander erhellt aus folgender Gleichung:

Biliphäin (Hämatoidin) Biliverdin Biliprasin

$$C_{32}H_{18}N_2O_6 + 2HO + 2O = C_{32}H_{20}N_2O_{10} + 2HO = C_{32}H_{22}N_2O_{12}.$$

Ueber die Bereitung der Galle aus dem Leberblut vergl. die Physiologie des Blutes (§. 126), bei welcher auch die Bedeutung der Gallenabsonderung für den Stoffwechsel nachzusehen ist*).

Die Absonderung der Galle geschieht stetig, aber mit einer je nach der Zeit der vorausgegangenen Nahrungsaufnahme, sowie der Quantität und Qualität der Nahrung wechselnden Intensität. Bidder und Schmidt berechnen die tägliche Absonderungsmenge bei der Katze auf 14,5, beim Hunde auf 20 Gramme für 1 Kilogr. Körpergewicht. Kölliker und Müller fanden beim Hund eine etwas grössere Absonderungsmenge, nämlich 26 bis 53 Gramme für 1 Kilogr. täglich. Nimmt man hiernach für den Hund im Mittel 30 Gramme auf 1 Kilogr. an, so wäre

*) Zur Chemie der Galle vergl. v. Gorup-Besanez, physiolog. Chemie. Pflüger, allgem. med. Centralzeitung, 1860. Hoppe, Arch. f. path. Anatomie, Bd. 12. Brücke, Wiener Sitzungsber., Bd. 35. Kühne, physiol. Chemie, 1. Lief.

die tägliche Absonderungsmenge eines Menschen von 60 Kilogr. Körpergewicht auf etwa 1800 Gramme zu schätzen.

Die Absonderungsintensität wächst langsam nach aufgenommener Nahrung und erreicht erst in der 4. bis 8. Stunde nach der Nahrungsaufnahme ihr Maximum. Sie vermindert sich dann wieder sehr allmälig, so dass die Wirkung einer reichlichen Nahrungsaufnahme erst nach ungefähr 16 Stunden verschwunden ist. Reichliches Trinken vermehrt die Gallenmenge, deren Absonderung etwa 1 Stunde lang zu steigen pflegt und dann wieder sinkt; es wird dabei aber meistens die Galle um so viel verdünnter, dass die Menge der abgesonderten festen Gallenbestandtheile nicht zunimmt. Rücksichtlich des Einflusses der Qualität der Nahrung hat man beobachtet, dass bei reichlicher Fleischkost am meisten Galle abgesondert wird, während hingegen spärlicher Fleischgenuss und reichliche Fettzufuhr, ebenso der Genuss stärkmehlreicher Nahrung, z. B. von Brod, die Absonderung abnehmen lässt.

Zur näheren Untersuchung der Absonderungsverhältnisse der Galle benützt man seit Schwann künstlich angelegte Gallenblasenfisteln. Die Bauchhöhle wird zu diesem Zweck in der linea alba eröffnet, der ductus choledochus nahe am Darm und nahe an der Blase unterbunden und dann der Grund der Gallenblase in die Wunde hereingezogen, eröffnet und nach Einlegung einer Canüle mit der Wunde verheilt.

Sorgfältige Bestimmungen über die Gallenabsonderung und ihre Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme verdanken wir Bidder und Schmidt, Nasse, Arnold, Kölliker und Müller, Voit. Ueber die Zeit, wann nach aufgenommener Nahrung die Secretion ihr Maximum errreicht, differiren etwas die Angaben. Während nach Bidder und Schmidt bei Hunden die Absonderung nach $13^1/_2$ bis $15^1/_2$ Stunden auf ihr Maximum gekommen ist, fanden Kölliker und Müller dasselbe höchstens in der 8. Stunde bereits erreicht. Welchen Gang die Absonderung nach aufgenommener Nahrung einhält, zeigt folgende Versuchsreihe von Bidder und Schmidt an der Katze:

Zeit nach der Nahrungsaufnahme	Galle auf 1 Kilogr. Thier.
2. Stunde	0,492 grm.
4. „	0,629 „
6. „	0,750 „
8. „	0,825 „
10. „	0,850 „

Hiernach nimmt bei der Katze ziemlich gleichmässig die Gallenmenge stündlich um 0,045 grm. zu, von der 10. Stunde an nimmt sie dann ebenso gleichmässig stündlich um 0,028 grm. ab bis zur 24. Stunde. Direct beobachtet wurde nach 24 Stunden noch eine Gallenmenge von 0,410 grm. Nach mehrtägigem Fasten sank dieselbe weiter bis auf 0,094 grm. Ein directer Nerveneinfluss auf die Secretion der Galle ist noch nicht nachgewiesen. Reizung oder Durchschneidung des Vagus ist nach Heidenhain ohne Wirkung *).

*) Bidder und Schmidt, Verdauungssäfte und Stoffwechsel. Nasse, de bilis quotidie a cane secreta copia, Marb. 1851. Arnold, zur Physiologie

§. 86. Verdauung durch die Galle.

Die Galle ist eines der wichtigsten Verdauungsmittel der Fette. Diese Function wird sowohl durch die positiven Eigenschaften dieses Secretes wie durch die Folgen, welche sein Ausschluss vom Darm äussert, dargethan. Die Galle vermag nur geringe Mengen von Fett zu lösen, dagegen nimmt sie Fettsäuren in grösserer Menge auf, indem dieselben mit dem an die Gallensäuren gebundenen Alkali Seifen bilden und die Gallensäuren frei werden. Es werden also auch im Darmkanal jene Fettsäuren, welche durch die zerlegende Wirkung des Bauchspeichels auf die Fette entstanden sind, alsbald durch die Galle verseift werden. Zu dieser immerhin wenig beträchtlichen Wirkung der Fettlösung und der Verseifung freier Fettsäuren steht jedoch die intensive Ernährungsstörung, die man in der Regel nach dem Ausschluss der Galle vom Darm beobachtet, nicht im Verhältniss. Legt man nämlich bei Thieren bei gleichzeitiger Unterbindung des ductus choledochus eine Gallenblasenfistel an, so dass alle Galle nach aussen abgeleitet wird, so beobachtet man regelmässig eine sehr verminderte Fettresorption. Der Chylus wird fettarm, dafür die Excremente fettreich, die Thiere magern ab und gehen, wenn nicht die Nahrungszufuhr auf nahezu das Doppelte des normalen Maasses gesteigert wird, an Inanition zu Grunde. Ausser der directen lösenden Wirkung auf Fette muss also wohl die Galle eine andere, wesentlichere Function bei der Fettverdauung erfüllen. Man kann diese Function mit höchster Wahrscheinlichkeit in folgenden zwei Momenten suchen: 1) in ihrer Fähigkeit sich gleichzeitig mit Fett und mit Wasser zu mischen; dadurch ermöglicht die Benetzung einer porösen Wand mit Galle die endosmotische Permeabilität für Fette; 2) in ihrer Eigenschaft mit Fetten, ähnlich wie der Bauchspeichel, Emulsionen zu bilden; diese Eigenschaft kommt jedoch der reinen Galle nur in sehr geringem Grade zu, in höherem besitzt sie das Gemisch der Galle mit Seifen, welches sich im Darm durch die Einwirkung auf freie Fettsäuren bilden muss. Höchst wahrscheinlich empfängt aber die Emulsionirung der Fette durch Bauchspeichel und Galle ihre Bedeutung für den Verdauungsprocess erst durch jene Fähigkeit der Galle capillare Oeffnungen für flüssiges Fett permeabel zu machen.

Auf Eiweisskörper übt die Galle keine lösende Wirkung: im Gegentheil werden durch dieselbe nicht nur Peptone und Parapepton sondern auch das Pepsin in saurer Lösung gefällt; die so entstandenen Niederschläge sind aber in verdünnten Alkalien löslich. Man darf hieraus

der Galle, Mannheim 1854. Kölliker und Müller, Würzburger Verhandlungen Bd. 5. Voit, physiologisch-chemische Untersuchungen, Augsburg 1852. Heidenhain, Studien des physiol. Instituts zu Breslau, Heft 2.

schliessen, dass durch den Zutritt der Galle zu dem Darmchymus alsbald die Pepsinverdauung sistirt wird. Die im Magen gebildeten Verdauungsproducte werden dann zwar durch die Zumischung des alkalischen Bauchspeichels und Darmsafts wieder gelöst. An die Stelle der Pepsinverdauung aber, die nur bei Gegenwart freier Säure möglich ist, tritt nun die Eiweissverdauung durch das Ferment des Bauchspeichels.

Das Lebersecret einzelner Thiere (Schwein, Ochs) sowie die reinen Gallensäuren besitzen nach Nasse in geringem Grad die Fähigkeit, Stärke in Zucker überzuführen; von wesentlicher Bedeutung bei der Darmverdauung ist diese Wirkung jedenfalls nicht.

Den Einfluss der Galle auf die Fettverdauung wiesen zuerst Brodie und Tiedemann und Gmelin nach, indem sie zeigten, dass nach Unterbindung des ductus choledochus kein weisser sondern nur ein durchsichtiger (also fettfreier) Chylus gebildet werde. Dem hieraus gezogenen Schluss, dass die Galle zur Fettverdauung unerlässlich sei, traten Einige bei und Andere entgegen. Namentlich zeigte Lenz durch die Analyse des aufgesaugten Chylus, dass allerdings nach Abschluss der Galle noch Fett resorbirt werden kann. Hiernach steht fest, dass die Galle nicht das einzige Verdauungsmittel der Fette ist. Dass sie aber als solches eine sehr wichtige Rolle spielt, haben Bidder und Schmidt sowie Bernard dargethan. Erstere fanden, dass bei Ableitung der Galle nach aussen durch Gallenfisteln der Chylus im Mittel nur noch 0,2 proc. Fett führt, während sein normaler Fettgehalt 3,2 proc. beträgt; entsprechend nahm der Fettgehalt der Excremente zu. Ueber die beträchtliche Steigerung der Nahrungszufuhr, die nach Anlegung der Fistel erforderlich ist um Inanition zu verhüten, haben Bidder und Schmidt, Arnold, Kölliker und Müller Versuche angestellt. Nach Arnold braucht ein Hund mit Fistel täglich $^5/_8$ Fleisch und $^3/_5$ Brod auf die Gewichtseinheit seines Körpers mehr als ein gesundes Thier. Trotz dieser auffallenden Erscheinungen wusste man für dieselben keine zureichenden Anhaltspunkte in den Eigenschaften der Galle aufzufinden, so dass Manche, wie Frerichs, geneigt waren, ihre Function der Fettverdauung überhaupt in Zweifel zu ziehen. Da kam von Wistinghausen unter Bidder's und Schmidt's Leitung auf den Gedanken, endosmotische Versuche mit Galle und flüssigem Fett anzustellen. Er zeigte insbesondere, dass es die gallensauren Alkalien sind, welche die Diffusionsfähigkeit der Fette durch thierische Membranen erhöhen*).

D. Verdauung im Dickdarm.

§. 87. Der Dickdarmsaft und seine Wirkung.

In den Dickdarm ergiesst sich nur ein einziges Secret, das Secret der schlauchförmigen oder Lieberkühn'schen Drüsen, die in seiner Schleim-

*) Tiedemann und Gmelin, die Verdauung nach Versuchen. Heidelberg und Leipzig 1826. Frerichs, Art. Verdauung. Bidder und Schmidt, Verdauungssäfte und Stoffwechsel. Lenz, de adipis concoctione et absorptione. Dorpati 1850. Nasse, Arch. f. wiss. Heilk. Bd. 4. Wistinghausen, experimenta quaedam endosmotica de bilis in absorptione adipum partibus. Dorpati 1851.

haut ähnlich dichtgedrängt wie im Dünndarm liegen und sich nur durch etwas grössere Dicke und Länge auszeichnen. Bei der übereinstimmenden Structur der secernirenden Drüsen ist es zu vermuthen, dass der Dickdarmsaft im Wesentlichen dieselbe Zusammensetzung und dieselben Eigenschaften wie der Dünndarmsaft besitzt. Wegen der geringen Menge, in welcher er erhalten werden kann, hat man bis jetzt nur festzustellen vermocht, dass er ein ziemlich zäher Schleim von alkalischer Reaction ist, der die Fähigkeit hat, Stärke in Zucker überzuführen. Nach der Analogie mit dem Dünndarmsaft ist ausserdem wahrscheinlich, dass ihm auch ein Lösungsvermögen für Albuminate zukommt. Beide Wirkungen wird der Dickdarmsaft ausüben, insofern die Beschaffenheit des Dickdarminhaltes es noch zulässt. Er wird also theils Reste der stärkmehlhaltigen Nahrung umwandeln theils von den noch ungelösten Albuminaten geringe Mengen in Peptone überführen. Ohne Zweifel ist aber diese Verdauungswirkung nur eine untergeordnete Function der Dickdarmdrüsen. Der Hauptnutzen ihres Secretes besteht wohl darin, dass es die Weiterförderung der durch die Wasserresorption fest gewordenen Inhaltsmassen ermöglicht. Für diese mechanische Function des Dickdarmschleimes spricht namentlich das Vorkommen der Drüsen im Mastdarm, in welchem die chemische Wirkung des Secretes keine Bedeutung mehr haben kann.

Man hat früher zuweilen geglaubt, das Secret der Dickdarmdrüsen sei sauer, deshalb weil sehr häufig, namentlich bei Pflanzenfressern, die Contenta des Dickdarms sauer reagiren. Diese saure Reaction rührt aber von der Bildung organischer Säuren aus dem Zucker und der Stärke der Pflanzennahrung her. Der unmittelbar auf der Schleimhaut sitzende Schleim reagirt immer alkalisch. Grössere Mengen von Dickdarmschleim hat Frerichs aus zuvor entleerten und unterbundenen Stellen, Funke aus dem abgebundenen wurmförmigen Anhang erhalten. Es ist jedoch ohne Zweifel ein so erhaltenes Secret nicht als vollkommen normal zu betrachten*).

§. 89. Die Excremente.

Die Fäces oder Excremente, die, nachdem sie sich im Mastdarm angesammelt haben, durch den in §. 70 geschilderten Mechanismus entleert werden, enthalten die sämmtlichen unverdaulichen Bestandtheile der Nahrung und von den verdaulichen Bestandtheilen diejenigen, welche nicht resorbirt worden sind. Unter den ersteren sind namentlich die Cellulose und das elastische Gewebe zu nennen, der letzteren findet man im Allgemeinen um so mehr, ein je grösserer Ueberschuss verdaulicher Substanzen in der Nahrung aufgenommen wurde. So wird sehr gewöhnlich unverdautes Fleisch, Fett und Stärkmehl in den Excre-

*) Frerichs, Art. Verdauung. Funke, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1.

menten angetroffen, zuweilen auch Eiweiss, Käsestoff, Zucker. Unter den Salzen überwiegen die schwer löslichen und schwer resorbirbaren, namentlich die Salze von Bittererde und Kalk, sowie freie Kieselsäure. Ausserdem mengen sich den Excrementen die meistens zersetzten Secrete des Darms bei, besonders die Gallenbestandtheile, von denen die Färbung der Fäces herrührt. Mehr oder minder sind die Excremente immer in fauliger Zersetzung begriffen, die gewöhnlichen Fäulnissproducte organischer Körper bilden daher theils ihre Bestandtheile (Buttersäure, Essigsäure), theils scheiden sie sich gasförmig aus (Kohlensäure, Wasserstoff, Stickstoff, Kohlen- und Schwefelwasserstoff). Das Ammoniak bildet mit Bittererde und Phosphorsäure ein schwer lösliches, krystallinisches Doppelsalz (phosphors. Bittererde-Ammoniak). Die gewöhnliche Reaction der Fäces ist die saure. Ihre Gesammtmenge ist im normalen Zustand 120 bis 180 Grm. täglich mit einem Wassergehalt von 75 Proc.

Die Quantität und Beschaffenheit der Fäces ist nach den Untersuchungen von Bischoff und Voit in hohem Grad von der Art der Ernährung abhängig. So entleerte ein Hund bei reiner Fleischkost und einer zugeführten Fleischmenge von 500 bis 2500 Grm. durchschnittlich täglich 27 bis 40 Grm. eines schwarzen pechähnlichen Kothes mit 12 Grm. fester Bestandtheile, der in seiner Zusammensetzung beträchtlich von der des gefütterten Fleisches differirte und offenbar zu einem grossen Theil von zersetzten Verdauungssecreten herrührte. Bei Fütterung mit Brod wurde eine weit grössere Masse eines trockenen, gelbbraunen Kothes entleert, dessen Quantität durchgängig von der Nahrungsmenge abhängig war (seine festen Bestandtheile betrugen $^1/_8 - ^1/_6$ von denjenigen der Nahrung); er bestand zu einem grossen Theil aus nicht veränderten Nahrungsbestandtheilen, seine Zusammensetzung war daher wenig von der Zusammensetzung der Nahrung verschieden. Zusatz von Fett zur Fleischnahrung erhöht nur, wenn es in grossen Mengen genossen wird, erheblich die Menge und den Fettgehalt der Fäces; ebenso Zucker, der selbst grösstentheils resorbirt wird, aber die Wasserausscheidung vergrössert. Dagegen nimmt bei der Zumischung von Stärke zum Fleisch die Kothmenge beträchtlich zu, indem ein Theil der Stärke unverdaut abgeht.

Folgendes sind die Resultate einer Analyse der Excremente von Berzelius:

Wasser	75,3 proc.
In Wasser lösliche Theile (Galle, Eiweiss, Extractivstoffe, Salze)	5,7 „
Unlöslicher Rückstand	7,0 „
Im Darmkanale hinzugekommene unlösliche Stoffe (Schleim, Gallenharz, Fett u. s. w.)	14,0 „

In 100 Theilen Asche fand Fleitmann 21,36 Thle. Kalk auf 10,67 Bittererde, dagegen nur 1,5 — 4 Thle. Chloralkalien. Bei der verhältnissmässig weit grösseren Menge, in welcher der Kalk aufgenommen wird, ist der Bittererdegehalt der Excremente entsprechend der geringen Quantität, in welcher die Bittererde

resorbirt wird, ein ausserordentlich hoher. Die Gallensäuren finden sich zuweilen theilweise noch unzersetzt vor, grösstentheils gehen sie in Cholalsäure und Dyslysin über, Glycin ist niemals im Darm, Taurin zuweilen in kleinen Krystallen zu treffen. Ausserdem finden sich Cholesterin, Gallenfarbstoffe und ein eigenthümlicher, bis jetzt nur in den menschlichen Fäces von Marcet gefundener, krystallisirender Körper, das Excretin ($C_{78} H_{78} SO_2$). Die freien Gase des Dickdarms vom Menschen fand Planer folgendermasssen zusammengesetzt: CO_2 34,19, C_2H_4 12,88, N50,20 Proc. und Spuren von HS. Die Beschaffenheit der Nahrung ist nach den Versuchen von Ruge und Planer auf die Zusammensetzung der Darmgase von grossem Einfluss. Bei vegetabilischer Nahrung ist im Allgemeinen der Gehalt an H und CO_2, bei Fleischdiät der Gehalt an N und Kohlenwasserstoff grösser.

Bischoff und Voit fanden folgende Zusammensetzung des Brod- und Fleischkoths beim Hunde im Verhältniss zur aufgenommenen Nahrung:

	Fleisch	Fleischkoth	Brod	Brodkoth.
C	51,95	43,44	45,41	47,39
H	7,18	6,47	6,45	6,59
N	14,11	6,50	2,39	2,92
O	21,37	13,58	41,63	36,08
Salze	5,39	30,01	4,12	7,02 *).

§. 90. Rückblick auf die Verdauung der Nahrungsstoffe.

Die Veränderungen der einzelnen Nahrungsstoffe im Darmcanal sind im wesentlichen folgende:

1) Unter den Kohlenhydraten werden der Trauben- und Milchzucker grösstentheils unverändert aufgenommen, der Rohrzucker wahrscheinlich nach vorheriger Umwandlung in Traubenzucker; in den untern Partieen des Dünndarms und im Dickdarm geht ein Theil des Zuckers durch Gährung in Milchsäure und weiterhin auch in Buttersäure über. Alle diese Veränderungen geschehen wahrscheinlich ohne unmittelbare Beeinflussung durch die Verdauungssäfte lediglich in Folge der Zersetzung des Darminhalts. Ob die im Darmkanal der Herbivoren geschehende Ueberführung geringer Mengen junger Cellulose in Zucker (Henneberg und Stohmann) auf der Wirkung der Verdauungssäfte (Darmsaft, Bauchspeichel) oder ebenfalls auf der Bildung von Fermenten beruht, die erst bei der Zersetzung des Darminhaltes entstehen, ist noch zu ermitteln **). Die Stärke wird durch Mundspeichel, Bauchspeichel und Darmsaft in Dextrin und Zucker umgewandelt.

*) Bischoff und Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers. Leipzig und Heidelberg 1860. Planer, Wiener Sitzungsber. Bd. 42. Ruge, ebend. Bd. 44.

**) Henneberg und Stohmann, Beiträge zur Begründung einer rationellen Fütterung der Wiederkäuer. 1. Heft. Braunschweig 1860.

2) Die Fette werden vorzüglich durch die Wirkung des Bauchspeichels, zum Theil auch des Darmsaftes und der Galle in äusserst feine Vertheilung gebracht, und dann wird ihre Resorption durch Befeuchtung der resorbirenden Fläche mit Galle ermöglicht. Ein Theil der Fette wird ferner durch den Bauchspeichel in Fettsäure und Fettbasis zerlegt, worauf die Fettsäure sich mit dem Alkali der gallensauren Salze zu einer Seife verbindet und als solche aufgenommen wird.

3) Die Eiweisskörper werden zu einem grossen Theil im Magen durch die Einwirkung des Magensaftes in die Peptone und ihre Nebenproducte umgewandelt. Nach dem Uebertritt in den Darm wird durch die Beimengung der Galle die verdauende Kraft des Magensaftes gestört, es beginnen nun aber der Bauchspeichel und Darmsaft ihre Wirkung, um noch weitere Mengen der Eiweisskörper sowie das im Magen gebildete Parapepton in Pepton überzuführen. Leim und leimgebende Substanz werden gleichfalls durch den Magensaft aufgelöst, ohne aber in ihren chemischen Eigenschaften verändert zu werden, nur die leimgebende Substanz wird bei ihrer Lösung in Leim verwandelt.

4) Anhangsweise haben wir hier noch der Verdauung der Salze Erwähnung zu thun. Die Veränderungen, welche die Salze durch die Verdauungssäfte erleiden, sind sehr unbedeutend. Die in Wasser oder verdünnter Säure löslichen Salze, Metalle und Metalloxyde werden im Magen gelöst, die meisten der zur Ernährung erforderlichen Salze kommen jedoch schon in den Nahrungsmitteln gelöst vor. Eine Zersetzung erfahren allein die kohlensauren Salze, deren Kohlensäure im Magen frei wird, und deren Basis sich hier mit der Salzsäure oder Milchsäure verbindet.

II. Die Aufsaugung und Blutbereitung.

§. 91. Uebersicht und Eintheilung.

Die Aufsaugung besteht theils in der Aufnahme der in dem Darm durch die Verdauung veränderten Nahrungsstoffe in besondere aus dem Darm entspringende Gefässkanäle, die Milchsaft- oder Chylusgefässe, theils in der Aufnahme der aus dem Blut in die Gewebslücken der sämmtlichen Körperorgane ausgeschiedenen Stoffe in ein von diesen Gewebslücken entspringendes Gefässsystem, das Saugader- oder Lymphgefässsystem. Die Blutbereitung besteht in der allmäligen Umwandlung der in den Chylus- und Lymphgefässen sich bewegenden und bei der Zusammenmündung jener Gefässe sich mit einander vermengenden Flüssigkeiten, des Chylus und der Lymphe, in Blut, welche Umwandlung

vorzugsweise in Drüsen von eigenthümlichem Bau, den Chylus- und Lymphdrüsen, vor sich geht.

Wir handeln daher:

1) von der Aufsaugung,

2) von den durch die Aufsaugung entstehenden Ernährungsflüssigkeiten, Chylus und Lymphe, und ihrer Bewegung, und

3) von der Umwandlung dieser Ernährungsflüssigkeiten in Blut oder der Blutbereitung.

Die Betrachtung des Baues der aufsaugenden Organe und des Chylus- und Lymphgefässsystems stellen wir als Einleitung voran.

§. 92. Structur der aufsaugenden Organe des Darmkanals.

Die Aufnahme der in eine resorptionsfähige Form umgewandelten Nahrungsstoffe in die Säftemasse des Körpers kann von der ganzen Oberfläche des Darmrohres aus geschehen. Vorzugsweise ist jedoch hierzu der Dünndarm bestimmt, der schon durch seine Länge die grösste aufsaugende Fläche darbietet, und in welchem die letztere durch zahlreiche Schleimhautfalten (Kerkring'sche Falten) und Zotten vergrössert ist. Die Zotten aber haben nicht bloss die Bedeutung einer Vergrösserung der aufsaugenden Fläche, sondern sie besitzen auch eine Structur, welche den directen Uebertritt der verarbeiteten Nahrungsstoffe aus dem Darm in den Milchsaft oder Chylus ermöglicht. Die Aufnahme von Nahrungsstoffen in den Chylus, welche die ergiebigste Quelle der Ernährung ist, geschieht daher auch fast allein vom Dünndarm aus, während im Magen und Dickdarm wesentlich nur die Haargefässe, die auf der Schleimhautfläche sich ausbreiten, eine directe Aufnahme in das Blut ermöglichen.

Die Vertheilung der Blutgefässe geschieht im ganzen Darmrohr in völlig gleicher Weise. (Fig. 26, die Verzweigung der Blutge-



Fig. 26.

fässe des Dickdarms, nach Kölliker.) Zu einer Gruppe schlauchförmiger Drüsen, Labdrüsen und Lieberkühn'scher Drüsen, tritt aus dem submucösen Bindegewebe hervor ein Arterienstämmchen a, dieses löst sich an der Basis der Drüsenschläuche unter gabeliger Spaltung in Capillaren auf, die zwischen den einzelnen Schläuchen verlaufen, hier zum Theil durch quere Aestchen mit einander in Verbindung stehend, und geht endlich an der Schleimhautoberfläche in ein die Drüsenmündungen umspinnendes Netzwerk n über, aus diesem sammelt sich sodann die das Blut abführende Vene v. Während die zwischen den Drüsenschläuchen verlaufenden Gefässchen die Absonderung des Verdauungssaftes vermitteln, geschieht durch das Netzwerk an der Oberfläche die Aufsaugung der in wässeriger Lösung vorhandenen Verdauungsproducte, die von hier aus unmittelbar in die Vene geleitet werden. Im Dünndarme wird durch das Vorhandensein der Zotten die Vertheilung der Gefässe insofern abgeändert, als hier neben dem die Drüsenschläuche umspinnenden Capillarnetz noch ein zweites existirt, welches durch den Eintritt eines Haargefässes in eine jede Zotte entsteht. (S. Fig. 28.)

Die Zotten, die im Dünndarm alle Zwischenräume zwischen den Lieberkühn'schen Drüsenschläuchen dicht ausfüllen, sind konische Hervorragungen der Schleimhaut, deren jede in ihrem Centrum den Anfang eines Chylusgefässes enthält. (Fig. 27, Durchschnitt durch die Dünndarmschleimhaut, mit den Zotten z, den Lieberkühn'schen Drüsen l und der das blinde Ende der letzteren umgebenden Lage glatter Muskeln m.) Das Chylusgefäss ist meistens ein einfacher, blind endigender Schlauch (ch, Fig. 28, eine Darmzotte halb schematisch, nach Leydig), nur in

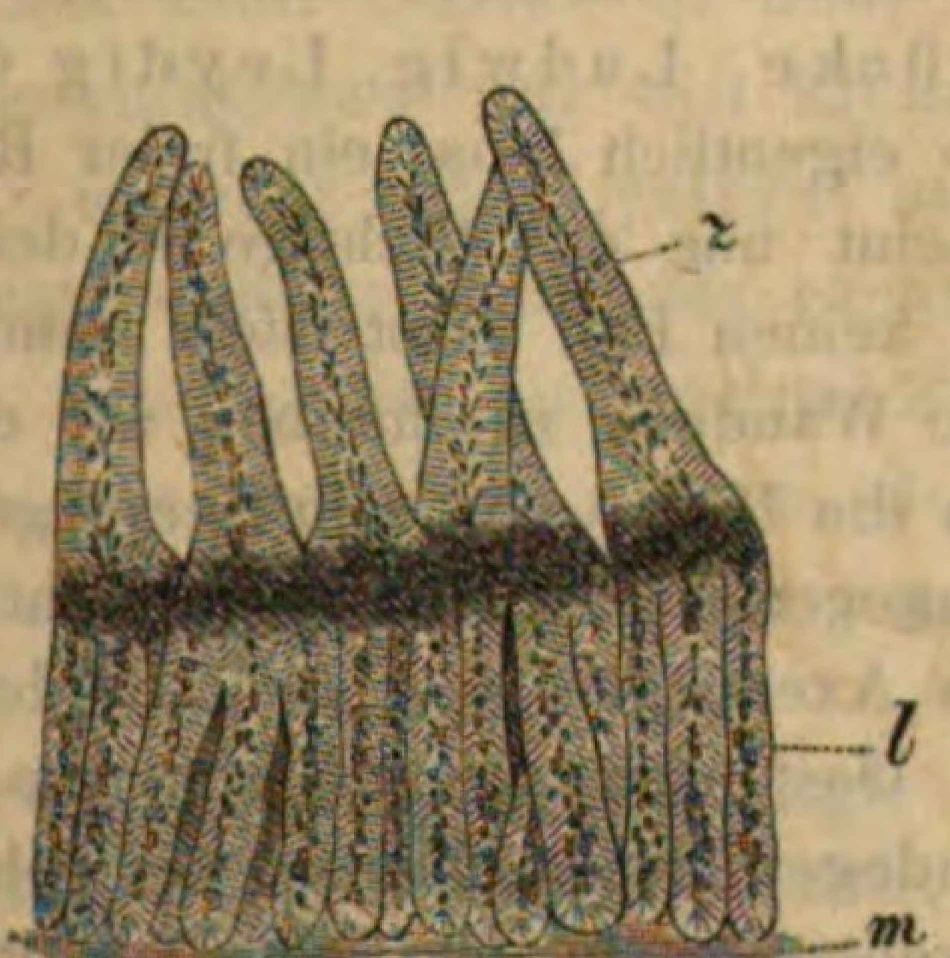


Fig. 27.



Fig. 28.

den grössten Zotten kommen auch verzweigte Schläuche vor. Dieser Schlauch ist von einer Schichte glatter Muskelzellen (m) und von dem gewöhnlichen Schleimhautgewebe (s), d. h. einem ziemlich weichen Bindegewebe, umgeben, der Schlauch selbst ist nur eine Höhlung im Innern der Zotte, um die sich das Bindegewebe zu einer homogenen Haut verdichtet hat, welche als eine eigene Membran des Chylusgefässes erscheint. Das übrige Bindegewebe ist dadurch ausgezeichnet, dass in ihm einzelne ziemlich grosse Bindegewebszellen mit Ausläufern vorkommen, in ihm läuft ferner eine Gefässschlinge (g) in die Höhe, die in ein feines Capillarnetz sich auflöst. Die ganze Oberfläche der Zotte ist von einer Lage dicht gedrängter Cylinderepithelzellen (c) überzogen.

Diese Epithelzellen bieten eigenthümliche Structurverhältnisse dar. An ihrer gegen den Darm gerichteten Oberfläche zeigen dieselben nämlich einen glashellen Saum, in welchem eine feine senkrechte Streifung zu bemerken ist. Man vermuthet, dass diese Streifung durch feine Porenkanäle veranlasst ist, welche die lichte Grenzmembran senkrecht durchsetzen und frei in den Inhalt der Zellen münden. Die ganze Grenzmembran scheint übrigens ziemlich lose den Zellen aufzuliegen, denn sie löst sich häufig schon auf Wasserzusatz ab und lässt dann den Zelleninhalt austreten. An ihrem hinteren der Zotte zugekehrten Ende setzen sich die Epithelzellen in fadenförmige Ausläufer fort, die in dem Bindegewebe der Zotte stecken und hier mit den Bindegewebszellen direct zusammenhängen, so dass hierdurch ein System feinster communicirender Röhrchen zwischen Epithel- und Bindegewebszellen entsteht, wie dies die Fig. 29 schematisch andeutet. Die nach innen gerichteten Ausläufer der Bindegewebszellen (b) communiciren wahrscheinlich ihrerseits mit dem centralen Chylusgefäss (ch), doch konnte dieser Zusammenhang bis jetzt noch nicht direct erwiesen werden.

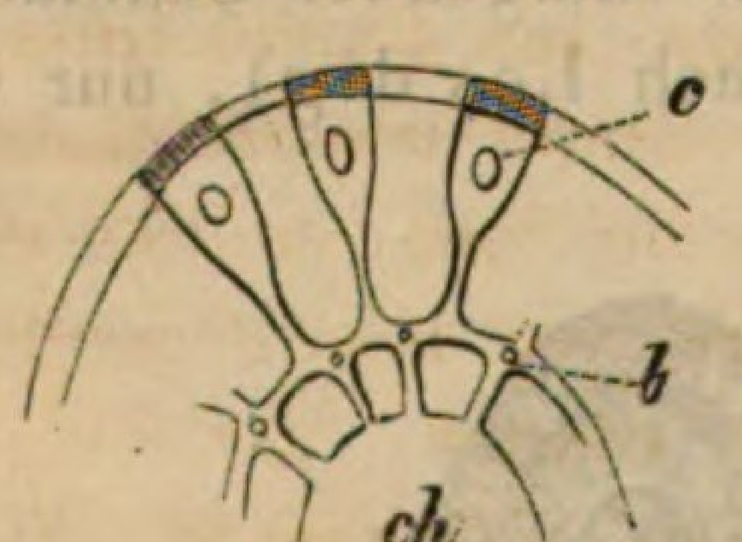


Fig. 29.

Ueber die Beschaffenheit des Chylusgefässes im Innern der Zotte sind die Ansichten der Anatomen getheilt. Die Meisten schreiben demselben eine besondere structurlose Membran zu. Nach Brücke, Ludwig, Leydig u. A. bildet es einen wandungslosen Kanal, ist also eigentlich bloss ein freier Raum im Innern der Zotte. Im gewissen Sinne scheint uns das Richtige in der Mitte zwischen beiden Ansichten zu liegen. Auf keinen Fall lässt sich dem Axenkanal der Zotte etwa eine ähnliche selbständige Wandung zuschreiben wie einem Haargefäss, denn es fehlen jenem vollkommen die Kerne, die sein Hervorgegangensein aus verschmolzenen Zellen andeuten. Dagegen lässt sich auch nicht verkennen, dass eine Art besonderer Membran das Axengefäss von dem Bindegewebe der Zotte trennt. Diese besondere Membran lässt sich nun offenbar am einfachsten als eine homogene Grenzmembran des Bindegewebes auffassen, wie solche ja noch vielfach vorkommen. Dass die Bindegewebszellen in dem Schleimhautgewebe der Zotten in ähnlicher Weise mit einander anastomosirende Ausläufer besitzen wie

die Knochenkörperchen hat schon Leydig hervorgehoben. Von Heidenhain wurde dann die Entdeckung gemacht, dass ebensolche Ausläufer mit dem hinteren Ende der Epithelzellen zusammenhängen. Die Art wie diese Epithelzellen vorn gegen das Darmlumen hin offen sind, ist noch gegenwärtig Gegenstand der Controverse. Nach Brücke sind die Epithelzellen gegen den Darm vollständig geöffnet, sie sind nach seiner Ansicht Trichter, deren weitere Mündung dem Darm, die engere dem Zottenparenchym zugekehrt ist. Dagegen wurden die von Funke und Kölliker entdeckten Längsstreifen an dem Cylinderepithelsaum durch diese Beobachter sogleich als feine Porenkanäle gedeutet. In jüngster Zeit hat endlich Letzerich den von ihm beschriebenen Becherzellen die Bedeutung von Resorptionsorganen zugeschrieben; doch kommen dieselben, wie es scheint, überall vor, wo sich Cylinderepithel findet; wahrscheinlich sind sie umgewandelte Epithelzellen. Die glatten Muskelfasern im Schleimhautgewebe, welche die Contractilität der Zotten vermitteln, sind von Brücke entdeckt worden *).

§. 93. Bau des Chylus- und Lymphgefässsystems.

Die aus den Zotten sich sammelnden Chylusschläuche treten zusammen, um die kleinen Stämme der Chylusgefässe zu bilden. Die Beschaffenheit dieser Gefässe schliesst vollkommen derjenigen kleiner Venen sich an. Sie bestehen aus einer innern elastischen Haut, aus einer mittleren, mit Muskelzellen versehenen Bindegewebslage und aus einem äusseren sehr lockeren Bindegewebe. Die elastische Haut bildet zahlreiche Klappen, die dem Inhalt nur die Bewegung von den Aesten nach den Stämmen gestatten. In dem Gekröse, in welchem die Chylusgefässe verlaufen, befindet sich eine grosse Menge von Lymphdrüsen, die von den Chylusgefässen durchsetzt werden. Hinter dem Pankreas und auf dem obern Theil der Bauchaorta sammeln sich endlich die Stämmchen der Chylusgefässe und bilden mit zahlreichen hier liegenden Lymphdrüsen ein Geflecht, aus dem ein grösserer Stamm, der Eingeweidestamm (truncus coeliacus) des Milchbrustgangs, hervorgeht. Der Michbrustgang wird durch den Zusammenfluss jenes gemeinsamen Stamms der Chylusgefässe mit Lymphgefässstämmen gebildet, welche aus dem grössten Theil des Körpers die Lymphe aufsammeln, um sie gemeinsam mit dem Chylus in dem Milchbrustgang der linken Schlüsselbeinvene zuzuführen; nur ein kleiner Theil der Lymphgefässe, nämlich derjenige, welcher die Lymphe aus der rechten Seite des Kopfes und Halses, dem rechten Arm, der rechten Brustwand und der rechten Lunge sammelt, mündet in die rechte Schlüsselbeinvene, meist ebenfalls mit einem gemeinsamen Stamm, ein. Somit bilden die Chylusgefässe nur einen besonderen Bezirk des Lymphgefässsystems. In ihrer Tex-

*) Leydig, Lehrb. der Histologie des Menschen und der Thiere. Brücke, Denkschr. der Wiener Akademie, Bd. 6. Kölliker, Gewebelehre, 3. Aufl. Heidenhain, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 4. Ueber die Becherzellen vergl. Virchow's Archiv Bd. 37 u. f.

tur stimmen Lymph- und Chylusgefässe vollkommen mit einander überein. Wahrscheinlich erstreckt sich diese Uebereinstimmung auch auf die ersten Anfänge beider Gefässe. Wie die Chylusgefässe mit den von verdichtetem Bindegewebe umgebenen Hohlräumen in den Zotten beginnen, so bilden höchst wahrscheinlich Lücken in den Geweben die Anfänge aller Lymphgefässe, und vermuthlich stehen auch mit den Gewebslücken, welche die Wurzeln der Lymphgefässe abgeben, Ausläufer von Bindegewebs- oder Knochenzellen in Verbindung, so dass hier ebenfalls das feine Kanalsystem der Bindesubstanz als letzte Verzweigung der aufsaugenden Gefässe zu betrachten ist.

Ueber die Anfänge der Lymphgefässe sind die Ansichten noch mehr getheilt als über die Anfänge der Chylusgefässe. Kölliker beobachtete in den Schwänzen von Froschlarven Capillargefässe von eigenthümlicher Verbreitungsform, aber einem den Blutcapillaren ähnlichen Bau, die er als Lymphcapillaren betrachtet. Ausser diesem in seiner Deutung noch zweifelhaften Fall sind eigentliche Capillargefässe im Lymphgefässsytem noch nicht beobachtet. Brücke hat zuerst die Ansicht ausgesprochen, dass Parenchymlücken überall die Wurzeln der Lymphgefässe bilden. Virchow stellte die Hypothese auf, dass die Zellen der Bindesubstanz die letzten Ausläufer der Lymphgefässe sind, eine Hypothese, die in den Beobachtungen Leydig's und Heidenhain's über die Bindegewebszellen der Zotte und in den Untersuchungen von Recklinghausen's über die Anfänge der Lymphgefässe eine Stütze fand. Nach dem letzteren Beobachter sind die Lymphgefässanfänge mit einem Epithel ausgekleidete Gewebslücken, in die wahrscheinlich die feinen Saftkanälchen, die Ausläufer der Bindegewebszellen, einmünden. Heidenhain ist der Meinung, es möchten vielleicht durch das System der Bindegewebszellen und ihrer Ausläufer die feinsten Lymphgefässe direct mit den Blutcapillaren communiciren. Bis jetzt gelang es aber nur den Zusammenhang der Bindegewebszellen mit den Lymphgefässen direct nachzuweisen. Dies ist von Recklinghausen theils durch Behandlung mit Silberlösung, welche die Saftkanäle des Bindegewebes ebenso wie die Lymphgefässe deutlicher hervortreten lässt, theils durch Injection der Saftzellen von den Lymphgefässen aus geschehen *).

Die Lymphdrüsen, die in grosser Menge in den Zusammenhang aller Lymphgefässe, auch derjenigen, die man im engern Sinne als Chylusgefässe bezeichnet, eingeschoben sind, bestehen aus einem Convolut von Lymph- und Blutgefässen neben eigenthümlichen Drüsenbestandtheilen, in denen durch die Wechselwirkung der Lymphe oder des Chylus mit dem Blute die geformten Bestandtheile jener Flüssigkeiten, die Lymphzellen, sich bilden. Man unterscheidet an jeder Lymphdrüse die

*) Kölliker, mikroskopische Anatomie, Bd. 2, 2. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 9 u. 10. Heidenhain, Moleschott's Untersuchungen, Bd. 4. Teichmann, das Saugadersystem, Leipzig 1861. v. Recklinghausen, die Lymphgefässe und ihre Beziehung zum Bindegewebe, Berlin 1862.

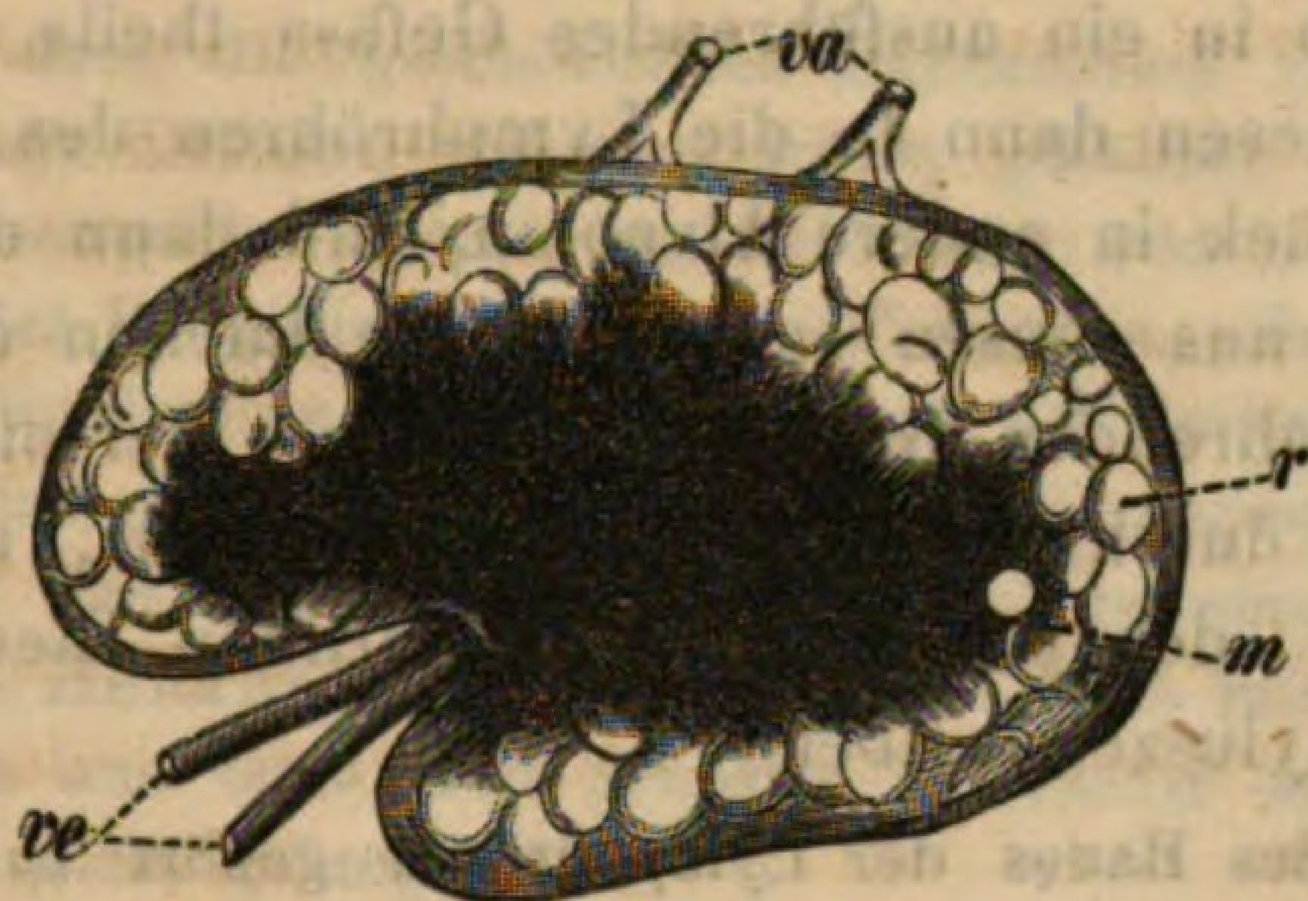


Fig. 30.

innere schwammige und blutgefässreiche Substanz (m, Fig. 30) von der äusseren körnig erscheinenden und blutärmeren (r); jene wird als Marksubstanz, diese als Rindensubstanz bezeichnet. Die in die Drüse eintretenden Lymphgefässe oder vasa afferentia (v a) begeben sich zu deren convexer Seite und münden in die Rindensubstanz ein, die aus der Drüse austretenden Lymphgefässe oder vasa efferentia (v e) kommen aus ihrer concaven Seite, dem sogenannten Hilus, und aus der am Hilus zur Oberfläche tretenden Marksubstanz hervor. Die Rindensubstanz enthält das eigentliche Drüsengewebe. Sie besteht aus mit einander communicirenden Alveolen, die ohne selbständige Wandung in dem Bindegewebsstroma der Rinde liegen, und deren ganzer Innenraum durch sich verästelnde sternförmige Bindegewebszellen eine spongiöse Beschaffenheit erhält; dieses spongiöse Gewebe innerhalb der Alveolen bildet den Träger für ein feines Capillarnetz, die Fächerräume der Alveolen sind von Flüssigkeit und von zahlreichen Lymphzellen erfüllt. Zwischen den Alveolen finden sich wandungslose Lücken, die ähnlich den Alveolen von einem Netzwerk sternförmiger Bindegewebszellen durchsponnen sind, und in denen sich die einströmende Lymphe bewegt; sie münden theils in die Alveolen, theils führen sie direct in die Marksubstanz über. Die Zusammensetzung der Marksubstanz ist höchst eigenthümlich. Sie besteht zunächst aus einem Convolut mit einander anastomosirender Lymphkanäle, Lymphröhren nach Frey, deren jeder in seiner Axe ein Blutgefäss führt. Diese sämmtlichen Kanäle nehmen aus Alveolen ihren Ursprung und führen wieder in Alveolen über, sie bilden also ein verschiedene Alveolen der Rinde verbindendes Röhrensystem, und durch die Axengefässe stehen auch die Capillarnetze der Alveolen in Zusammenhang. Zwischen den Lymphröhren finden sich endlich von sternförmigen Bindegewebszellen durchzogene Lücken, ähnlich wie zwischen den Alveolen, diese Lücken führen unmittelbar in die ausführenden Lymphgefässe über. Die Bewegung der Lymphe durch die Lymphdrüse gestaltet sich hiernach wahrscheinlich folgendermassen. Das eintretende Lymphgefäss begibt sich zunächst zur Rinde und verliert hier seine selbständige Wandung, die Lymphe bewegt sich nun in den wandungslosen Lücken zwischen den Alveolen, sie fliesst aus diesen theils unmittelbar in die Lücken der

Marksubstanz und so in ein ausführendes Gefäss theils zuerst in die Alveolenräume, von diesen dann in die Lymphröhren des Markes, aus den letzteren wieder zurück in andere Alveolen, und dann erst in deren Umhüllungsräume, um aus diesen endlich in die Lücken der Marksubstanz und so in die ausführenden Gefässe zu treten. Bei diesem Weg, den Lymphe und Chylus durch die Lymphdrüsen nehmen, mengen sich diesen Flüssigkeiten in den Alveolen die geformten Elemente derselben, die Lymph- oder Chyluszellen, bei.

Die Erforschung des Baues der Lymphdrüsen gehört zu den schwierigsten Aufgaben der feineren Anatomie, daher auch bis jetzt die Ansichten über diesen Gegenstand noch keineswegs sich geeinigt haben. Früher hielt man die Lymphdrüsen bloss für Geflechte von Lymph- und Blutgefässen. Die Alveolen wurden von Malpighi entdeckt, der sogleich die Ansicht äusserte, dass die vasa afferentia durch diese Erweiterungen mit einander communicirten. Ludwig und Noll erwiesen durch Injectionen den directen Zusammenhang der Alveolen mit den Lymphgefässen. Dagegen waren noch Brücke und Donders geneigt anzunehmen, dass die Lymphgefässe bloss die Alveolen umspinnen. Kölliker entdeckte die interalveolären Gewebslücken und wies nach, dass die vasa efferentia immer aus der Marksubstanz kommen. Die Kenntniss des eigenthümlichen Verhaltens der Lymphröhren in der letzteren verdanken wir Frey, auf dessen Untersuchungen die obige Darstellung gestützt ist *).

Die geschlossenen Follikel der Darmschleimhaut, die theils in grössere Massen vereinigt, als so genannte Peyer'sche Drüsenhaufen, im untern Theil des Jejunum und im Ileum, theils isolirt, als solitäre Follikel, im übrigen Dünndarm und im Dickdarm vorkommen, haben die Bedeutung elementarer Lymphdrüsen. Sie liegen in den untern Partieen der Schleimhaut an Stellen, die von Zotten frei geblieben sind. Jeder Follikel besteht aus einer Bindegewebskapsel, von welcher aus Bindegewebszellen als ein Fächergerüste in die Follikelhöhle hinein sich fortsetzen. In die letztere tritt auch ein Haargefäss ein, das in derselben sich radienförmig ausbreitet. (Fig. 31, Capillarverzweigung eines Darmfollikels.) Als Inhalt findet man ausserdem Lymphzellen und zuweilen auch Fettkügelchen. Der Ein- und Austritt von Chylusgefässsen in die Follikel ist bis jetzt noch nicht mit Sicherheit beobachtet. Doch lässt sowohl ihre anatomische Beschaffenheit, die wesentlich mit den Alveolen der Lymphdrüsen übereinstimmt, als auch der Inhalt von Lymphzellen und Fettkügelchen an ihrer functionellen Bedeutung als elementare Lymphdrüsen keinen Zweifel. In dieselbe Kategorie müssen dann aber auch die Balgdrüsen der Mundhöhle, sowie die Mandeln gerechnet werden.

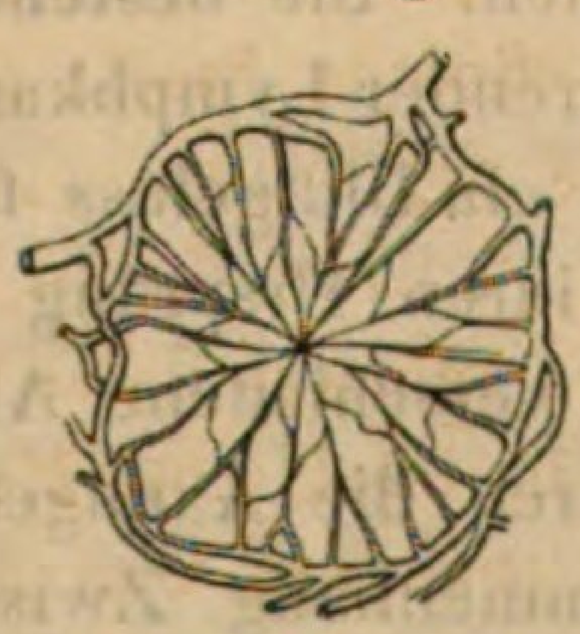


Fig. 31.

*) Ludwig und Noll, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 9. Kölliker, Gewebelehre, 3. Aufl. Frey, Untersuchungen über die Lymphdrüsen, Leipz. 1861.

Die Ansicht, dass die geschlossenen Darmfollikel nicht als zeitweilig sich öffnende absondernde Drüsen, wie man früher glaubte, sondern als einfachste Lymphdrüsen zu betrachten seien, wurde zuerst von Brücke ausgesprochen. Er stützte sich dabei hauptsächlich auf die Thatsache, dass der Inhalt der Follikel zur Zeit der Verdauung oft mit dem Inhalt der Zottenschläuche übereinstimmend gefunden wird. Frey wies die feine Gefässverzweigung im Innern der Follikelhöhle nach. Die sich verzweigenden Bindegewebszellen in derselben beschrieb neuerdings Heidenhain. Dagegen ist eine Injection der Follikel von den Lymphgefässen aus auch dem neuesten Erforscher des Lymphgefässsystems Teichmann noch nicht gelungen *).

1. Die Aufsaugung.

§. 94. Aufsaugung im Darmkanal.

Nachdem die Nahrungsstoffe durch die Verdauungssäfte in eine resorptionsfähige Form übergeführt sind, werden sie von den zweierlei im Darmkanal vorhandenen Gefässen, von den Blut- und Chylusgefässen, aufgenommen. Die Aufsaugung durch die Blutgefässe geschieht in der ganzen Länge des Darmrohrs, den Magen mit eingeschlossen, ziemlich gleichmässig; sie vollzieht sich durch die Haargefässnetze, welche die Mündungen der Lieberkühn'schen Drüsen umspinnen, und welche in das Innere der Zotten eindringen. (Fig. 26 u. 28.) Die Aufsaugung durch die Chylusgefässe geschieht vorwiegend nur im Dünndarm. Dagegen ist die Quantität von Nahrungsstoffen, welche durch die Chylusgefässe aufgenommen wird, im Ganzen beträchtlicher, da die Zuleitungswege der Chylusschläuche grössere Poren den aufzunehmenden Stoffen darbieten, als die Membranen der Haargefässe. Aus diesem Grunde richtet sich auch die relative Resorption der verschiedenen Stoffe durch die Blut- oder Haargefässe nach ihrer Diffusionsfähigkeit. Ohne Zweifel werden alle Stoffe, die überhaupt resorbirbar sind, sowohl von den Blutgefässen als von den Chylusgefässen aufgenommen. Solche Stoffe aber, die schwer durch thierische Membranen dringen, wie die Fette, werden fast ausschliesslich durch die Chylusgefässe resorbirt; solche Stoffe, die leicht durch Membranen dringen, wie der Zucker, die meisten Salze, die organischen Säuren, dringen auch in die Blutgefässe in reichlicher Menge ein. In der Mitte stehen die Peptone, jene leicht löslichen und diffusionsfähigen Verdauungsproducte der Eiweisskörper, die schon durch die Blutgefässe des Magens resorbirt, und die dann im Darm mit Fett gemischt vorzugsweise von den Chylusgefässen aufgenommen werden.

Von mehreren Giften, namentlich den Schlangengiften und dem Curara (dem

*) Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 2, und Sitzungsber. der Akad., Bd. 15. Ernst (und Frey), über die Anordnung der Blutgefässe in den Darmhäuten, Zürich 1851.

amerikanischen Pfeilgift) hat man geglaubt, dass sie vom Darmkanal aus nicht in die Säfte aufgenommen werden könnten. Man erschloss dies aus der Thatsache, dass sehr kleine Quantitäten derselben in eine Wunde gebracht den Tod zur Folge haben, während sie innerlich genommen selbst in grossen Mengen nicht tödten. Aber wahrscheinlich sind jene Gifte nur äusserst schwer resorbirbar, denn Kölliker beobachtete, dass, wenn er grosse Mengen von Curara in den Magen brachte, der Tod erfolgte. Ohne Zweifel hat die schwere Resorbirbarkeit dieser Gifte nur darin ihren Grund, dass dieselben nicht leicht durch thierische Membranen diffundiren *).

Im Dünndarm, der wichtigsten Resorptionsstätte für die sämmtlichen Nahrungsstoffe, ist in den Zotten, welche durch ihre Blut- und Chylusgefässe und die mit diesen in Zusammenhang stehenden Porenkanäle die Hauptaufsaugungsorgane darstellen, zugleich der wichtigste Mechanismus für die erste Fortbewegung des Chylus gegeben. Die Zotten enthalten nämlich, wie in §. 92 erwähnt wurde, eine Schichte glatter Muskelfasern und besitzen dadurch Contractilität. Die Contractionen der Zotten bestehen in Verkürzungen ihrer Länge, in Folge deren die ganze Zotte eine Menge hinter einander gelegener Einschnürungen zeigt. Wenn während der Verdauung die Zotten abwechselnd sich zusammenziehen und wieder erschlaffen, so entleeren sie sich dadurch abwechselnd gegen die abführenden Gefässe zu und füllen sich wieder vom Darm aus an. Bei jeder Contraction werden Chylus und Blut, die in der Zotte enthalten sind, nach den Chylus- und Blutgefässen fortbewegt, bei jeder Wiederverlängerung wird Flüssigkeit aus dem Darm in die entleerte Zotte eingesaugt. Die Zotten unterstützen also durch ihre Bewegungen ebensowohl die Fortbewegung der resorbirten Stoffe als die Resorption selber.

Das Phänomen der Zottencontractilität hatten schon frühere Physiologen, namentlich Gruby und Delafond, beobachtet. Aber erst Brücke hat auf die Wichtigkeit desselben für die Resorption hingewiesen und zugleich in der Muskelschichte der Zotten den Grund des Phänomens entdeckt. Nach dem Tode trifft man die Zotten stets in mässig contrahirtem Zustand und daher mit queren Einschnürungen versehen. Brücke studirte zugleich die Art der Bewegungen nach der Einwirkung von Reizen und fand, dass dieselben stets Zusammenziehungen in der Länge der Zotten sind. Wenn nun, was nicht zu bezweifeln ist, während des Lebens und namentlich während der Verdauung die Zotten sich abwechselnd contrahiren und wieder verlängern, so kann ihre Wirkung nur in der oben beschriebenen Weise erfolgen, d. h. sie müssen abwechselnd aufsaugen und fortbewegend auf das Aufgesaugte wirken **).

*) Bernard, leçons de physiologie, Paris 1855. Kölliker, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 10.

**) Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1851.

Was über die Resorption der einzelnen Nahrungsstoffe ermittelt ist, stellen wir im Folgenden zusammen.

§. 95. Aufsaugung des Zuckers.

Der Zucker wird sowohl von den Blut- als Chylusgefässen sehr schnell resorbirt. Die in einer bestimmten Zeit resorbirte Zuckermenge steht in directem Verhältniss zu der Concentration der Zuckerlösung und ist bis zu einer gewissen Grenze unabhängig von der Grösse der resorbirenden Oberfläche. Bleibt der Zucker längere Zeit mit der Darmoberfläche in Berührung, so nimmt die Resorption allmälig ab. Der resorbirte Zucker lässt sowohl in dem Chylus als in dem Blute sich nachweisen. Der Gehalt des letztern an Zucker kann durch bedeutende Zufuhr desselben in den Darm so hoch steigen, dass unveränderter Zucker durch die Nieren wieder ausgeschieden wird.

Die Resorptionsverhältnisse des Zuckers sind durch Lehmann und von Becker näher ermittelt worden. Lehmann zeigte, dass das Pfortaderblut meistens keine nachweisbaren und auch der Chylus immer nur sehr geringe Quantitäten von Zucker enthält, und dass in beiden Flüssigkeiten selbst nach reichlicher Stärkmehl- oder Zuckerfütterung der Zuckergehalt zwar zunimmt, aber immerhin sehr unbeträchtlich bleibt, so dass diess nur theils aus einer sehr schnellen Zersetzung des Zuckers im Chylus und Blut, theils aber und namentlich aus einer geringeren Resorbirbarkeit des Zuckers, als man früher sich dieselbe vorgestellt hatte, erklärt werden konnte. In der That lässt die in den unteren Partieen des Darmcanals auftretende saure Reaction keinen Zweifel, dass ein grosser Theil des Zuckers in Milchsäure übergeht und erst als solche resorbirt wird. Die näheren Gesetze der Zuckerresorption sind durch von Becker festgestellt worden. Dieser brachte Traubenzuckerlösungen von verschiedener Concentration in unterbundene Darmschlingen. Er fand im Blute eine Vermehrung des normalen Zuckergehalts, die in einzelnen Fällen bis auf 0,6 Proc. stieg. Dabei blieb die Menge des resorbirten Zuckers, wenn man nicht unter eine gewisse Grenze ging, unabhängig von der Länge der unterbundenen Darmschlinge, also von dem Quadratinhalt der absorbirenden Fläche, sie stand aber in directem Verhältniss zur Concentration der Zuckerlösung, so dass von einer 4 mal concentrirteren Lösung in gleichen Zeiten auch 4 mal mehr Zucker aufgenommen wurde. Hinsichtlich der Abhängigkeit der Concentration von der Zeit ergab sich, dass die Resorption aus einer unterbundenen Darmschlinge über 4 Stunden anhielt, dass aber in der Anfangszeit weit mehr Zucker resorbirt wurde als später*).

Ueber die Resorption der Milchsäure, in welche ein grosser Theil des Zuckers im Darmkanal sich umwandelt, existiren keine Versuche. Nach der grossen Diffusionsfähigkeit, welche dieselbe besitzt, ist aber nicht zu bezweifeln, dass sie sehr schnell in Blut und Chylus übertritt, wahrscheinlich viel schneller als der Zucker selber.

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 3. v. Becker, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 5.

§. 96. Aufsaugung der Fette.

Die Fette werden bei weitem zum grössten Theil durch die Zotten in die Chylusgefässe aufgenommen. Nach dem Genuss fetthaltiger Nahrung findet man zuerst die Epithelzellen, welche die Zotten überziehen, und dann das centrale Chylusgefäss mit kleinen Fettkügelchen erfüllt. Der Weg, den hierbei das Fett nimmt, ist, wie sich aus der Structur der Zotten mit grosser Wahrscheinlichkeit erschliessen lässt, folgender. Zuerst dringen die Fettkügelchen durch die feinen, aber mikroskopisch sichtbaren Kanälchen in den Deckelmembranen der Epithelzellen in das Innere dieser Zellen. Durch die hinteren Ausläufer der letzteren gehen sodann die Fettkügelchen in das System von Bindegewebszellen über, welches in der Zottenschleimhaut verbreitet ist, und aus den Bindegewebszellen endlich gelangen sie in das centrale Chylusgefäss. Die Kanäle, durch welche das Fett in die Chylusgefässe dringt, sind sonach grösser als die gewöhnlichen Poren thierischer Membranen, durch welche der endosmotische Austausch stattfindet, da sie bei den Vergrösserungen unserer Mikroskope gerade noch sichtbar sind, aber sie sind doch immer noch so klein, dass die Aufnahme der Fette nur nach den Gesetzen der Endosmose geschehen kann. Aus diesem Grunde genügt auch nicht die durch Bauchspeichel und Darmsaft geschehende feine Vertheilung der Fette, um deren Resorption möglich zu machen, sondern es muss ausserdem durch die Benetzung mit Galle die resorbirende Oberfläche zur Aufnahme befähigt werden. (Vergl. §. 98.) Diese Benetzung mit Galle bewirkt es, dass ein kleiner Theil der Fette auch durch die weit feineren Poren der Blutcapillaren direct in das Blut übergeht, daher man nach dem Genuss von Fett den Gehalt des Pfortaderblutes an Fett vermehrt findet.

Zur Erklärung der Aufnahme des Fettes in den Chylus nahm Brücke an, dass die Cylinderepithelzellen der Zotten gegen das Darmrohr hin als offene Trichter münden, die mit Gewebslücken im Zottenparenchym und durch diese mit dem grösseren centralen Raum des Chylusgefässes zusammenhingen. Moleschott und Marfels suchten den experimentellen Beweis für diese Hypothese zu führen, indem sie Pigment aus der Aderhaut des Auges theils in den Darm lebender, theils unter einem Druck in Darmschlingen getödteter Thiere brachten, worauf sie Pigmentkörnchen in den Epithelzellen, im Zottenparenchym und in Chylusgefässen vorfanden. Donders konnte jedoch diese Versuche nicht mit gleichem Erfolg wiederholen. Anderseits hat Funke gezeigt, dass die feine Vertheilung allein das Fett nicht resorptionsfähig macht. Er injicirte nämlich Emulsionen von Wachs und Stearin in den Darm von Kaninchen; niemals wurden die Wachs- und Stearintröpfchen in das Epithel und in die Darmzotten aufgenommen. Die in §. 86 erwähnten Versuche Wistinghausen's haben diese Widersprüche aufgeklärt, indem sie darthun, dass ausser der feinen Vertheilung der Fette die Benetzung der Darmwand mit Galle für die Aufsaugung von Bedeutung ist. Dass das Fett ausser durch die Chylusgefässe zu einem kleineren Theil auch

durch die Blutgefässe resorbirt wird, haben Lehmann und Schmid gezeigt, welche eine Fettvermehrung im Pfortaderblut der Thiere einige Stunden nach reichlicher Fütterung beobachteten. Bruch sah in vielen Fällen namentlich bei jungen Thieren die Blutcapillaren der Zotten während der Verdauung neben den Blutkörperchen von Fettkügelchen erfüllt *).

§. 97. Aufsaugung der Eiweisskörper.

Die Eiweisskörper werden nur in der Gestalt von Peptonen vom Magen und Darmcanal aufgenommen, da sie nur als Peptone leicht durch thierische Membranen diffundiren. Die Aufsaugung derselben geschieht das ganze Darmrohr entlang vom Magen an. Ihre wichtigsten Aufsaugungsstätten sind Magen und Dünndarm, namentlich der letztere, die Aufsaugung im Dickdarm ist dagegen nur äusserst spärlich. Die Peptone treten fast ausschliesslich in die Chylusgefässe über, wie sich daraus erschliessen lässt, dass der Eiweissgehalt des Pfortaderblutes sich während der Verdauung nicht merklich vermehrt. In Bezug auf die Menge, in welcher die Peptone übertreten, verhalten sich dieselben ähnlich dem Zucker: ein Darmstück resorbirt um so mehr Pepton, je concentrirter die Peptonlösung ist, mit der es in Berührung steht, dagegen ist die resorbirte Menge fast unabhängig von der Grösse des Darmstücks, durch welches die Aufsaugung geschieht. Nach der Resorption gehen die Peptone allmälig wieder in gewöhnliche Eiweisskörper über.

Letzteres müssen wir daraus schliessen, dass im Chylus neben einer geringen Menge von Peptonen andere Eiweisskörper, Albumin, Fibrin, Kalialbuminat, die jedenfalls nicht als solche resorbirt werden, vorkommen. Sehr anschaulich lehrt folgender Versuch die Veränderungen der Eiweisskörper bei der Resorption. Bringt man Emulsin, den Eiweisskörper der bitteren Mandeln und Amygdalin kurz nach einander in den Darm eines Thieres, so erfolgt rasch der Tod unter den Symptomen der Blausäurevergiftung; das nämliche tritt ein, wenn man beide Substanzen schnell nach einander in das Blut injicirt, oder wenn man Emulsin in das Blut und Amygdalin in den Darmcanal bringt, indem in allen diesen Fällen durch die Einwirkung des Emulsins auf das Amygdalin Blausäure entsteht. Bringt man dagegen Emulsin in den Darm und Amygdalin direct ins Blut, so erfolgt keine Vergiftung, während doch nachweislich das Emulsin resorbirt wird (Bernard). Hieraus muss geschlossen werden, dass das Emulsin nicht als solches resorbirt werden kann, sondern dass es zuvor eine Veränderung erfährt, in Folge deren es nicht mehr zersetzend auf das Amygdalin zu wirken vermag *).

Ueber die Resorption der Peptone vom Darm aus hat Funke Versuche nach Analogie der Versuche von Becker's über die Zuckerresorption angestellt. Er

*) Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 9. Moleschott, Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 2. Funke, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 7. Donders, Physiologie, Bd. 1. Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2 und 3. Bruch, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 4.

**) Bernard, leçons de physiologie, Paris 1855.

brachte Lösungen von an Kalk gebundenem Eiweisspepton (Eiweisspeptonkalk) in abgebundene Darmschlingen, tödtete dann die Thiere nach einigen Stunden und bestimmte die unresorbirt zurückgebliebenen Peptonmengen. Es ergab sich auch hier, dass im Anfang die resorbirte Menge am grössten ist, und dass dieselbe später abnimmt, dass ferner die Grösse der Resorption steigt mit dem Peptongehalt der Lösung, dagegen von der Grösse der resorbirenden Oberfläche fast unabhängig ist *).

§. 98. Aufsaugung der unorganischen Nahrungsstoffe.

Die unorganischen Nahrungsstoffe, nämlich das Wasser und die in Wasser gelösten Salze, werden in der ganzen Länge des Darmcanals aufgenommen. Ihre Resorption geschieht einfach nach endosmotischen Gesetzen, und zwar vorzugsweise durch die Blutgefässe, da das in die Chyluswege in überwiegender Menge eindringende Fett und Eiweiss schwer mit Wasser und wässerigen Lösungen sich mischen. Das Wasser ist von allen Nahrungsstoffen derjenige, der am schnellsten und in grösster Menge resorbirt wird. Die Blutgefässe nehmen rasch grosse Quantitäten von Wasser, die dem Darm zugeführt wurden, aus diesem auf, um sie alsbald wieder durch die Secretionsorgane, namentlich durch die Nieren, auszuscheiden. Die Salze sind unter normalen Verhältnissen in so geringer Menge in dem aufgenommenen Wasser gelöst, dass sie ebenfalls fast vollständig von den Blutgefässen resorbirt werden, und auch hier werden geringe Ueberschüsse über den Bedarf des Blutes schnell durch die Nieren entfernt. Diese grosse Resorptionsfähigkeit des Wassers und der löslichen Salze erklärt sich daraus, dass denselben im Blute eine eiweissreiche Flüssigkeit gegenüber steht, deren endosmotisches Aequivalent sehr gross ist, die also leicht Wasser in grosser Menge zu sich herüberzieht, während sie fast nichts von ihren Bestandtheilen an das gegenüberstehende Wasser abgibt. Eine Ausnahme von diesem Verhalten entsteht nur, wenn Salze von ziemlich hohem endosmotischen Aequivalent (z. B. Kochsalz, Glaubersalz, Bittersalz) in den Darm eingeführt werden. Diese bewirken dann, dass die Diffusion sich umkehrt, d. h. dass mehr Wasser aus dem Blut in den Darm als aus dem Darm in das Blut tritt. Hierauf beruht die purgirende Wirkung der Mittelsalze.

Die purgirende Wirkung der Mittelsalze hat zuerst Liebig auf die endosmotischen Gesetze zurückgeführt. Buchheim hat diese Theorie bestätigt, indem er fand, dass die Injection von Glaubersalz ins Blut im Gegentheil den Darminhalt wasserärmer macht und daher Verstopfung bewirkt **).

*) Funke, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 13.
**) Buchheim, Archiv f. phys. Heilk., Bd 13.

§. 99. Aufsaugung durch die Lymphgefässe.

Die Chylusgefässe bilden, wie in §. 91 erwähnt wurde, nur einen Theil des allgemeinen Lymphgefässsystems. Wie die Chylusgefässe die Ernährungsflüssigkeit aus dem Darm, so nehmen die übrigen Lymphgefässe den Ueberschuss der durch das Blut den sämmtlichen Organen zugeführten Ernährungsflüssigkeiten aus den Gewebslücken dieser Organe auf. Der functionelle Unterschied der Chylus- und Lymphgefässe besteht also darin, dass die Chylusgefässe neuen Nahrungsstoff aus dem Darmrohr resorbiren, während die Lymphgefässe den nicht verbrauchten Rest des durch das Blut den Geweben zugeführten Nahrungsstoffes aufnehmen und wieder dem Blut zuführen. Dieser Unterschied verschwindet jedoch in der verdauungsfreien Zeit, in welcher der Darm von Nahrungstoffen leer ist: dann erhalten die Chylusgefässe die Function gewöhnlicher Lymphgefässe.

In die Gewebslücken, aus welchen die Wurzeln der Lymphgefässe hervorgehen, münden die Blutcapillaren wahrscheinlich direct vermittelst jenes Systems von Bindegewebszellen und deren Ausläufern, welches alle Gewebe durchsetzt, so dass, nachdem in den Haargefässen und in dem sie fortsetzenden Bindegewebszellensystem die zur Ernährung nothwendigen Stoffe in die Gewebe transsudirt sind, der übrig bleibende Rest der Blutbestandtheile unmittelbar in die Gewebslücken und in die Lymphgefässe übertritt. Da aber auf dem Weg durch die Haargefässe dem Blute die aus dem Verbrauch und der Zersetzung der Gewebe hervorgegangenen Stoffe sich beimengen, so kann angenommen werden, dass auch ein Theil dieser Zersetzungsproducte mit in die Lympgefässe übertritt. Es sind hiernach die Lymphgefässe in jeder Beziehung als Organe zu betrachten, die dem Venensystem beigeordnet sind. Ein Theil der nach dem Verbrauch der Gewebe übrig gebliebenen und aus der Zersetzung derselben hervorgegangenen Stoffe tritt durch die Haargefässe unmittelbar in die Venen über, ein anderer wird erst von den Lymphgefässen aufgenommen und kehrt dann später als Lymphe in das Venensystem zurück. Da die Lymphgefässe hierbei diejenigen Stoffe aufnehmen, die vorher das feine Canalsystem von Bindegewebszellen und Gewebslücken, welches sich an die Haargefässe anschliesst, durchwandert haben, während die Venen unmittelbar in den Haargefässen wurzeln, so ist es erklärlich, dass die Lymphe in ihrer Beschaffenheit weit mehr als das Venenblut von dem Blute der Arterien abweicht.

Dass die Bindegewebszellen und ihre Ausläufer ein System feinster Saftcanäle darstellen, welches sich an das Blutgefässsystem anschliesst, hat zuerst Virchow hervorgehoben. v. Wittich hat gezeigt, dass jene Zellen an einzelnen Orten, wie in den Sehnen, in der Hornhaut, sich injiciren lassen. Dass die Ausläufer der Zellen mit den Gewebslücken oder peripherischen Lymphräumen communiciren, ist ein Schluss, der sich zunächst auf das Verhalten der Bindegewebs-

zellen in den Darmzotten stützt, und der, wenn er auch bis jetzt nicht direct erweisbar ist, doch eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat. Ein gewisser Zusammenhang zwischen Blut- und Lymphgefässsystem ergibt sich ausserdem nothwendig aus den in §. 102 zu erörternden Thatsachen über die Abhängigkeit der Lymphabsonderung von dem Blutdruck Für den Ursprung der Lymphgefässe aus Gewebslücken spricht theils schon die Existenz dieser letztern, theils die in vielen Fällen in denselben vorkommende Ansammlung einer Flüssigkeit, welche mit der Lymphe die grösste Aehnlichkeit besitzt, das so genannte Oedem. Das Oedem kann, wie Ludwig nachgewiesen hat, nur betrachtet werden als eine Ansammlung von Lymphe in den peripherischen Lymphräumen. Eine solche Ansammlung entsteht entweder durch gehinderten Rückfluss des Venenblutes oder auch durch gehinderten Rückfluss der Lymphe in den Lymphgefässstämmen. Dieselben Gewebslücken, in welchen sich das Oedem findet, lassen sich auch von den Lymphgefässstämmen aus injiciren *).

Die Lymphgefässe können nicht nur den Ueberschuss der durch das Blut ausgeschiedenen Ernährungsstoffe nebst einem Theil der Zersetzungsstoffe der Organe in das Blut wieder zurückführen, sondern sie nehmen überhaupt gelöste oder lösliche Stoffe, die in die Lymphräume gelangen, auf und führen sie in das Blut über. So können namentlich Gifte, die in Wunden gebracht sind, von den Lymphgefässen aufgenommen werden und allgemeine Vergiftungserscheinungen veranlassen. Wegen der langsamen Bewegung der Lymphe verfliesst hierbei eine beträchlich längere Zeit, als wenn die Stoffe in die Blutgefässe dringen und durch die Venen aufgesaugt werden.

Magendie hat zuerst nachgewiesen, dass, wenn man sämmtliche Lymphgefässe eines Theils durchschneidet, trotzdem Gifte, die unterhalb der Durchschnittsstelle unter die Haut gebracht werden, noch eine tödtliche Wirkung äussern, und zwar treten die Vergiftungserscheinungen mit ebenso grosser Geschwindigkeit auf, als wenn die Lymphgefässe nicht unterbunden sind. Magendie vermuthete daher, dass nur durch die Blutgefässe Resorption stattfinde, und dieser Schluss schien sich zu bestätigen, als Emmert, Henle, Dusch u. A. nach Unterbindung der Blutgefässe keine Vergiftung durch Narcotica mehr unterhalb der Unterbindungsstelle bewirken konnten Dabei hatte man aber übersehen, dass nach Unterbindung der Blutgefässe die Absonderung in die Lymphräume und damit eine bei der Fortbewegung der Lymphe wesentlich mitwirkende Kraft aufhört. Trotzdem beobachteten Tiedemann und Gmelin, Stannius u. A. selbst von solchen der Blutcirculation beraubten Stellen aus noch eine Aufsaugung durch die Blutgefässe **).

Aufsaugung durch die unverletzte Oberhaut. Ob durch die unversehrte äussere Haut gelöste Stoffe resorbirt werden können, ist eine mehrfach

*) Virchow, Verhandlungen der Würzburger physikalisch-med. Ges., Bd. 2. von Wittich, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 9. Ludwig, österr. medicinische Jahrbücher, 1863.

**) Dusch, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 4. Stannius, Archiv f. physiolog. Heilk., Bd. 11.

discutirte, aber noch nicht zum völligen Entscheid gebrachte Frage. Fest steht jedenfalls, dass eine solche Resorption, wenn sie stattfindet, nur äusserst gering ist, und nur durch eine längere Einwirkung der betreffenden Flüssigkeit oder auch bei einer sehr feinen Vertheilung derselben in Dampfform möglich wird, da die Epidermis keine wässerigen Lösungen zu filtriren und nur nach längerer Zeit in denselben zu quellen vermag. Manche der Erscheinungen, die man einer Hautresorption zugeschrieben hat, fallen daher theils unter den Begriff der später zu betrachtenden Hautrespiration, theils finden bei ihnen ohne Zweifel mechanische Verletzungen der Oberhaut statt, dies gilt z. B. von der Aufnahme des Quecksilbers, Jodkaliums u. s. w. bei Einreibungen mit diesen Stoffen. Für die eigentliche Resorption können nur solche Versuche in Frage kommen, bei denen man die Stoffe in der Gestalt von Bädern auf die Haut einwirken liess. Von verschiedenen Beobachtern, Lehmann, Kletzinsky u. A., konnte eine Aufsaugung wässeriger Lösungen von Ferrocyankalium, Jodkalium nicht nachgewiesen werden, während M. Rosenthal wenigstens das letztere Salz beim Bade resorbirt fand. Ziemlich rasch sollen nach Parisot Alkohol, Aether, Chloroform und Stoffe, die in diesen Flüssigkeiten gelöst sind, von der Haut aufgesaugt werden *).

2. Chylus und Lymphe und ihre Bewegung.

§. 100. Chylus und Lymphe.

Chylus und Lymphe sind zwei Flüssigkeiten von wesentlich ähnlicher Zusammensetzung. Ihr Unterschied besteht hauptsächlich darin, dass in der Lymphe die geformten Theile und die festen Stoffe in weit spärlicherer Menge enthalten sind als im Chylus. Beide Flüssigkeiten enthalten in einer mehr oder minder klaren Flüssigkeit, dem Plasma, zahlreiche Zellen suspendirt, die man als Lymphkörperchen (Chyluskörperchen, cytoide Körperchen) bezeichnet. Es sind dies Zellen von $^1|_{500}$ bis $^2|_{250}'''$ Grösse, von kugeliger Form, mit körnigem, zuweilen Fettkügelchen oder sogar Pigmentkörnchen führendem Inhalt, und mit einem Kern, der gewöhnlich erst auf Zusatz von Wasser oder Essigsäure sichtbar wird, und der oft entweder an sich schon in der Theilung begriffen ist oder auf Zusatz jener Reagentien eine auffallende Neigung zeigt in Theilstücke zu zerfallen. (Fig. 32, Lymphkörperchen von ver-



Fig. 32.

*) Parisot, Deschamps, compt. rend. 1863.

schiedener Form und Grösse.) Viele Lymphkörperchen haben eine deutliche Membran, die sich auf Zusatz von Essigsäure abhebt und dann sich auflöst; andere zeigen durchaus keinen Gegensatz von Membran und Inhalt. Neben den Lymphkörperchen finden sich vereinzelte rothe Blutkörperchen vor; sie sind verhältnissmässig am zahlreichsten in der Milzlymphe, spärlich im Chylus enthalten. Ausser ihren Zellen enthält die Lymphe wenige Molecularkörner, sie bildet daher eine klare, selten schwach opalisirende Flüssigkeit. Dagegen führt der Chylus Molecularkörner und Fetttröpfchen in grösserer Menge. Die ersteren zeigen eine lebhafte Molecularbewegung. Durch die Molecularkörner und Fetttröpfchen erhält der Chylus ein milchiges oder mindestens stark opalisirendes Aussehen.

Die chemischen Hauptbestandtheile des Chylus und der Lymphe sind Eiweisskörper, Fette, Extractivstoffe und Salze; unter den Extractivstoffen sind Zucker und Harnstoff, unter den Salzen milchsaure Alkalien nachgewiesen. Die Lymphkörperchen bestehen ihrer Hauptmasse nach aus einem Eiweisskörper und Fett, das letztere ist zumeist in Körnchen in denselben abgelagert. Die Molecularkörner sind feine, von einer äusserst dünnen Eiweisshülle umgebene Fettpartikelchen. Das Plasma enthält eine Reihe von Eiweisskörpern, von denen zwei, die fibrinogene und fibrinoplastische Substanz, einige Zeit nachdem Lymphe oder Chylus aus den Lymphgefässen entnommen sind, in die feste Form übergehen und dadurch die ganze Flüssigkeit in ein gallertiges Fibringerinnsel verwandeln. Letzteres zieht sich allmälig zusammen und presst dabei eine wasserklare Flüssigkeit, das Lymphserum, aus. Die Lymphkörperchen bleiben in dem Fibringerinnsel eingeschlossen, das Lymphserum aber enthält ausser Fett, Extractivstoffen und Salzen noch eine geringe Menge Fibrinogen, welches beim Zusatz von Blutserum durch die in diesem enthaltene fibrinoplastische Substanz nachträglich gerinnt. Einleiten von Kohlensäure oder starkes Verdünnen des Lymphserums erzeugt ferner eine Fällung von Globulin, welches höchst wahrscheinlich mit dem Fibrinogen identisch ist. Das so von den Fibringeneratoren (vergl. §§. 9 u. 107) befreite Serum enthält endlich noch drei Eiweisskörper: 1) Kalialbuminat, welches beim Ansäuren der Flüssigkeit niederfällt, 2) Albumin (Serumeiweiss), welches beim Erhitzen coagulirt; dazu kommt jedenfalls im Chylus und vielleicht auch in geringer Menge in der Lymphe 3) Pepton mit den ihm eigenthümlichen Reactionen (§. 78).

Hinsichtlich der Ursachen der Lymphgerinnung vergl. den Chemismus der Blutgerinnung, §. 110. Von der letzteren unterscheidet sich die Lymph- und Chylusgerinnung im Allgemeinen dadurch, dass sie später und spärlicher eintritt. Da nun im Lymphserum noch Fibrinogen vorhanden ist, so muss jener Unterschied in einem Mangel nicht an Fibrinogen, sondern an fibrinoplastischer Substanz seinen Grund haben. Diese scheint überdies auch durch längeres Verweilen

in der Leiche allmälig zerstört zu werden, da Chylus oder Lymphe frisch dem lebenden Thier entnommen schneller und reichlicher gerinnen als einige Zeit nach dem Tode.

Neben ihrer wesentlichen Uebereinstimmung in morphologischer und chemischer Beziehung zeigen Chylus und Lymphe beträchtliche Unterschiede; ausserdem ist der Chylus je nach Art und Menge der Nahrung, die Lymphe je nach dem Körpertheil, von welchem sie stammt, verschieden zusammengesetzt.

Der Chylus, welcher zur Zeit der Verdauung sich in den Chylusgefässanfängen der Zotten befindet, enthält noch keine Lymphkörperchen und nur spärliche Molecularkörner. Er besteht, namentlich nach dem Genuss fettreicher Nahrung, fast ganz aus dicht gedrängten Fettkügelchen von $^{1}|_{500}$ bis $^{1}|_{1000}'''$ Grösse, die von einer Eiweisshülle umgeben sind. Nach dem Durchtritt des Chylus durch die Darmhäute treten dann wenige Lymphkörperchen in demselben auf, die Fettkügelchen nehmen ab, sie sind sehr bald fast ganz verschwunden, und an ihrer Stelle findet man einen Staub nicht mehr messbarer Molecularkörner. In grösserer Quantität kommen die Lymphkörperchen sowie der Faserstoff erst nach dem Durchtritt des Chylus durch die Mesenterialdrüsen zum Vorschein. Der so in den Milchbrustgang gelangende und sich hier mit Lymphe vermischende Chylus ist eine alkalisch reagirende Flüssigkeit, die kurze Zeit nach ihrer Entleerung ein weiches Faserstoffgerinnsel ausscheidet und zuweilen an der Luft deutlich eine röthliche Färbung annimmt. Die Zusammensetzung des Chylus aus dem Milchbrustgang ist eine ziemlich weichselnde. Die Menge seiner festen Bestandtheile schwankt bei verschiedenen Thieren zwischen 2 und 10 Proc., sein specifisches Gewicht zwischen 1,012 und 1,022.

Genaue Analysen des Chylus konnten immer nur mit dem Inhalt des ductus thoracicus vorgenommen werden, also mit einem Chylus, der nicht nur mit Lymphe untermischt ist, sondern der auch schon sämmtliche Chylusdrüsen durchwandert hat. Es existiren bis jetzt nur drei ältere vergleichende Analysen von Tiedemann und Gmelin über die Zusammensetzung des Chylus vor den Mesenterialdrüsen, hinter den Mesenterialdrüsen und aus dem Milchbrustgang. Hiernach nimmt die Menge der festen Bestandtheile beim Durchtritt durch die Mesenterialdrüsen und noch mehr beim Eintritt in den ductus thoracicus, hier ohne Zweifel durch die Beimengung der Lymphe, ab. Ebenso vermindert sich zusehends das Fett, wovon ein kleinerer Theil verseift, ein grösserer in den Drüsen zur Zellenbildung verwendet zu werden scheint. Der Faserstoff dagegen soll nach Tiedemann und Gmelin erst hinter den Mesenterialdrüsen auftreten, was von Andern geleugnet wird; jedenfalls sind die Mesenterialdrüsen die Hauptbildungsstätten der Fibringeneratoren, und es mag sich übrigens mit diesen ähnlich wie mit den Lymphkörperchen verhalten, die ebenfalls in geringer Menge schon in den Follikeln des Darms gebildet werden. Da sich Chylus in erheblicherer Menge immer nur mit Hülfe der Vivisection gewinnen lässt, so versteht es sich von selbst, dass wir über die quantitative Zusammensetzung des menschlichen Chylus gar keine Angaben besitzen. Die grossen Verschiedenheiten, welche die Analysen überhaupt

in Bezug auf die Zusammensetzung des Chylus ergeben, erklären sich theils aus der Verschiedenheit der Thiere, welche man benützte, theils aus der Verschiedenheit der Nahrung, welche die Thiere zuvor genossen hatten. Ueber den Einfluss der Nahrung wissen wir nur, dass reichliche Ernährung den Gehalt an festen Bestandtheilen, namentlich an Fett und Eiweiss zunehmen lässt. Zuführung von Fett bedingt unmittelbar Vermehrung des Fettgehalts, dagegen wird nach Lehmann durch Zuführung von Kohlenhydraten das Chylusfett nicht vermehrt. Nach Grohe hat der Chylus die Eigenschaft sehr rasch Stärke in Zucker umzuwandeln. Das bezügliche Ferment scheint aus dem Darm zu stammen.

Als Mittel aus einer grossen Anzahl von Chylusanalysen aus dem ductus thoracicus von Pferden erhielt C. Schmidt folgende Zahlen:

Wasser	95,8 Proc.
Eiweisskörper	3,05 „
Zucker, Harnstoff, Extractivstoffe u. s. w.	0,40 „
Mineralbestandtheile	0,75 „

Das Albumin überwiegt sehr im Verhältniss zum Fibrin, letzteres macht nur 0,1—0,2 Proc. aus. Unter den Mineralbestandtheilen bildet Chlornatrium reichlich $^2/_3$, nämlich über 0,5 Proc., ungefähr 0,12 Proc. findet sich in der Asche an freiem Natron und Kali (im Chylus an Eiweiss gebunden), dazu kommen phosphorsaure Alkalien und Erden. Der Gehalt an Fetten und Fettsäuren ist sehr wechselnd je nach der Nahrung: er schwankt bei Pferden zwischen kleinen Bruchtheilen eines Procents und 0,5 Proc. Bei der Katze, dem Hunde und dem Esel steigt er bis über 3 Proc.

Die Lymphe, welche die Gewebslücken und die feinsten Verzweigungen der Lymphgefässe enthalten, ist unter normalen Verhältnissen in so geringer Menge vorhanden, dass sie sich in Bezug auf ihre Eigenschaften nicht untersuchen lässt. Insofern jedoch das Oedem als abnorme Lymphansammlung betrachtet werden kann, lässt sich angeben, dass diese peripherische Lymphe eine vollkommen klare Flüssigkeit ist, die keine Spur von Formelementen enthält. Sie führt gelöst geringe Mengen fibrinogener und fibrinoplastischer Substanz, sodann Eiweiss, Spuren von Harnstoff und anorganische Salze, unter denen das Chlornatrium überwiegend ist. Die Lymphe dagegen, die man aus den grösseren Lymphgefässstämmen von Menschen und Thieren oder aus dem Milchbrustgang hungernder Thiere gewinnt, enthält dieselben Formelemente wie der durch Drüsen gewanderte Chylus, nämlich Lymphkörperchen, Fetttröpfchen, Molecularkörner und zuweilen Blutkörperchen, sämmtliche Elemente nur in viel spärlicherer Menge. In chemischer Beziehung verändert sich daher die Lymphe in den Lymphdrüsen, indem sie an festen Bestandtheilen, vor Allem an Eiweisskörpern und Fetten, reicher wird. Nach der Aufnahme von Nahrung wird die Lymphe in grösserer Menge als im nüchternen Zustand ergossen und ist reicher an festen Bestandtheilen, namentlich an Eiweiss und Fett. Die Lymphe erfährt also in Folge der Aufsaugung dieselbe Veränderung wie der Chylus. Hieraus erklärt es sich, dass C. Schmidt bei gefütterten Pferden die im rechten Halslymph-

stamm enthaltene Lymphe fast genau gleich zusammengesetzt fand dem im Milchbrustgang enthaltenen Chylus.

Um die Differenzen in der Zusammensetzung des Chylus und der Lymphe zu veranschaulichen, stellen wir die Analysen beider Flüssigkeiten nach Gmelin zusammen:

	Lymphe	Chylus	
Wasser	96,43	94,31	Proc.
Eiweiss	2,11	3,13	„
Faserstoff	0,19	0,48	„
Extractivstoffe und Salze	1,06	1,20	„
Fett	Spuren	0,82	„

Eine Differenz in der Richtung, wie sie diese Analysen aufzeigen, findet sich jedoch nur, wenn man die Lymphe nüchterner Thiere mit dem Chylus gefütterter Thiere vergleicht. Entnimmt man den Thieren beide Flüssigkeiten unter gleichen Verhältnissen, so kann, wie aus den Untersuchungen C. Schmidt's hervorgeht, sogar die Lymphe reicher an festen Stoffen als der Chylus sein; im Ganzen aber stellt sich die Zusammensetzung fast übereinstimmend heraus, abgesehen von einem etwas grösseren Eisengehalt der Lymphe, welcher von dem Hämatin der beigemengten Blutkörperchen herrührt. Hiernach muss überhaupt die Unterscheidung von Chylus und Lymphe in dem bisherigen Sinne als ungerechtfertigt bezeichnet werden. Das ganze Lymphgefässsystem (Chylus- und Lymphgefässe) enthält in der nüchternen Zeit eine an festen Stoffen ärmere, in der Verdauungszeit eine daran reichere Flüssigkeit.

Für die genauere Kenntniss der chemischen Zusammensetzung von Chylus und Lymphe ist die getrennte Analyse der Formelemente, der Lymphkörperchen, und des Lymphserums von Wichtigkeit. Diese getrennte Analyse ist dadurch möglich, dass bei der Gerinnung der Faserstoff die Mehrzahl der Lymphkörperchen einschliesst: man unterwirft also den Lymphkuchen und das durch die Gerinnung seines Faserstoffs beraubte Lymphserum isolirt der Untersuchung. Die nach dieser Methode von C. Schmidt angestellten Analysen zeigen, dass namentlich das faserstofffreie Lymphserum von grosser Constanz der Zusammensetzung ist, während am Lymphkuchen, wahrscheinlich wegen seines wechselnden Gehalts an Faserstoff, etwas grössere Schwankungen zu bemerken sind. Im Mittel beträgt der Gehalt des Serums an festen Bestandtheilen 3,8 Proc., worunter ungefähr 3 Proc. Eiweiss und 1 Proc. Fett sich befinden. Der Gehalt des Kuchens an festen Bestandtheilen beträgt im Mittel 10,2 Proc., worunter ungefähr 3,5 Proc. Eiweiss, Fett und Extractivstoffe und 5 Proc. Fibrin sind. Zwischen den Mineralbestandtheilen des Lymphserums und der Lymphkörperchen zeigt sich ein bestimmter Gegensatz, indem im Serum namentlich das Natron, in den Körperchen das Kali und die Phosphorsäure überwiegen. Die von C. Schmidt mit dem Chylus und der Lymphe von Pferden vorgenommenen gesonderten Analysen des Chylus- und Lymphserums und des Chylus- und Lymphkuchens beweisen ferner, dass die Zusammensetzung beider bei gefütterten Thieren eine ziemlich constante ist. In vier, theils mit dem Inhalt des Halslymphstamms, theils mit dem Inhalt des Milchbrustgangs vorgenommenen Analysen schwankt der Gehalt des Serums an festen Bestandtheilen nur zwischen 3,5 und 4,2 Proc., der Gehalt des Kuchens an festen Bestandtheilen zwischen 9,2 und 11,2 Proc., die festen Theile der Gesammtlymphe (Serum und Kuchen zusammengenommen) wechseln zwischen

3,6 und 4,4 Proc. In Betreff der Mineralbestandtheile ergab sich folgende Vertheilung:

	Serum:	Kuchen:	
Gesammtmenge der Mineralbestandtheile	0,736	0,966	Proc.
Chlornatrium	0,565	0,607	„
Natron	0,130	0,060	„
Kali	0,011	0,107	„
Schwefelsäure	0,008	0,018	„
Phosphorsäure, an Alkalien gebunden .	0,002	0,015	„
Phosphorsaure Erden	0,020	0,159	„ *).

§. 101. Menge des Chylus und der Lymphe.

Die Gesammtmenge des Chylus und der Lymphe zu bestimmen, die innerhalb einer gewissen Zeit in das Lymphgefässsystem ergossen und aus diesem in das Blut übergeführt wird, ist bis jetzt nicht mit hinreichender Genauigkeit möglich gewesen. Man hat schätzungsweise Bestimmungen versucht, indem man bei Thieren theils den Chylus aus dem Milchbrustgang, theils die Lymphe aus einem der grösseren Lymphgefässstämme eine Zeit lang auffing und aus der erhaltenen Menge die Gesammtmenge von Chylus und Lymphe berechnete, welche das Thier während eines Tages erzeugt. Da jedoch die Menge beider Flüssigkeiten differirt nach der Zeit, die seit der Nahrungsaufnahme verflossen ist, und da überdies die von einem bestimmten Körpertheil erzeugte Lymphmenge keinen sichern Schluss auf die von dem ganzen Körper hervorgebrachte erlaubt, so können alle in dieser Beziehung vorgenommenen Schätzungen nur sehr näherungsweise richtig sein. Nach C. Schmidt strömt innerhalb 24 Stunden nahezu ebensoviel Chylus und Lymphe in das Blut über, als die gesammte Blutmenge beträgt. So lieferten Pferde bei gewöhnlichem Heufutter durch den Milchbrustgang etwa 6,6 Proc. ihres Körpergewichts an Chylus und Lymphe, durch den rechten Halslymphstamm dagegen, der die Lymphe aus der rechten Kopf- und Halshälfte zurückführt, 14 Proc. dieser Theile. Combinirt man beide Zahlen, so ergibt sich ungefähr $^1/_{12}$ des Körpergewichts als tägliche Chylus- und Lymphmenge, eine Zahl, die, wie wir später sehen werden, den approximativen Bestimmungen der Gesammtblutmenge gleichkommt. Von dieser ganzen Chylus- und Lymphmenge kommt wahrscheinlich nur etwa die Hälfte auf den Chylus, die andere Hälfte aber auf die Lymphe. Es stammt sonach blos die Hälfte der Chylus-

*) Nasse, Handwörterb. d. Physiol Bd. 1 u. 2. Tiedemann u. Gmelin, die Verdauung. C. Schmidt, Verdauungssäfte u. Stoffwechsel, und Charakteristik der Cholera. Lehmann, physiol. Chemie Bd. 2. Colin, traité de physiol. comp. Paris 1856. Grohe, Greifswalder med. Beitr. Bd. 3.

und Lymphmenge direct aus der Nahrung, die andere Hälfte wird vom Blute geliefert, tritt aus diesem durch die Gewebslücken in die Anfänge der Lymphgefässe über.

Die Methode, durch welche Schmidt zu bestimmen suchte, wie viel von der gesammten Chylus- und Lymphmenge auf den Chylus, wie viel auf die Lymphe kommt, ist sehr sinnreich, obgleich nicht ganz sicher. Schmidt suchte zunächst, indem er während einer gegebenen Zeit Chylus aus dem Milchbrustgang und Lymphe aus dem rechten Halslymphstamme auffing, die Gesammtmenge beider, die innerhalb 24 Stunden erzeugt wird, direct zu ermitteln, er erhielt hierbei die oben angegebenen Zahlen. Sodann stellte er durch Vergleichsanalysen der Nahrung und der Excremente die Menge der resorbirten Stoffe fest. Darnach ergab sich diese zu 3,4 Kilogr. für ein Kilogr. Thier täglich, während bei denselben Pferden die gesammte den Milchbrustgang täglich durchströmende Chylus- und Lymphmenge zu 6,13 Kilogr. gefunden wurde. Hiernach konnten also höchstens 3,4 Kilogr. direct aus der Nahrung bezogen werden, 2,73 Kilogr. aber mussten als Lymphe aus dem Blute abstammen. Schmidt ermittelte ferner durch vergleichende Analysen, dass der in den Milchbrustgang gelangende Chylus die Albuminate und die Mineralbestandtheile etwa in denselben Mengeverhältnissen enthält, wie sie auch in der Nahrung enthalten sind, während die letztere an andern organischen Stoffen weit mehr, an Wasser dagegen nur etwa die Hälfte der im Chylus enthaltenen Menge führt. 100 Kilogr. Thier nahmen täglich in der Nahrung auf:

	Wasser.	Albuminate.	Andere organische Stoffe.	Salze.
	1602,9	103,7	1117,9	28,8 Gr.
3,4 Kilogr. Chylus enthalten:	3257,2	103,7	13,6	28,8 „
Differenz:	— 1654,3		+ 1104,3	

Hiernach müssen 100 Kilogr. Thier täglich 1654,3 Gr. des im Chylus enthaltenen Wassers aus einer andern Quelle bezogen haben als unmittelbar aus der Nahrung. In letzter Instanz kann diese Quelle wieder nur das Blut sein, sei es nun, dass das letztere in den Chylusdrüsen Wasser an den Chylus abgibt, oder sei es, dass es das Wasser in den Darm secernirt, von wo es in den Chylus eintritt. 1104,3 Gr. organischer Stoffe (namentlich Fette und Kohlenhydrate) müssen dagegen entweder unmittelbar von dem Blut resorbirt werden, oder schon aus den Anfangswegen des Chylussystems, besonders in den Chylusdrüsen, in das Blut übergetreten sein. Schon vor Schmidt hat Bidder bei Hunden und Katzen Bestimmungen der durch den ductus thoracicus abfliessenden Chylus- und Lymphmenge versucht. Er schätzte die 24stündige Menge bei Katzen etwa gleich der gesammten Blutmenge, bei Hunden = $^2/_3$ derselben. Diese Schätzungen sind jedoch auf zu kurz dauernde Beobachtungen gegründet. Ausserdem sind noch von W. Krause an Hunden und von Weiss an Pferden Bestimmungen ausgeführt worden, die sich aber nur auf die Menge der Lymphe (mit Ausschluss des Chylus) beziehen. Krause fand, dass Kopf und Hals eines Hundes im Mittel 34,8 Proc. des Gewichts dieser Theile täglich an Lymphe liefern (im Maximum 40,6, im Minimum 24,6 Proc.). Weiss dagegen fand für Kopf und Hals des Pferdes nur 20 Proc. (Maximum 21,1, Minimum 14,8) *).

*) C. Schmidt, bulletin de St. Petersbourg, t. III, 1861. Bidder, Müller's

§. 102. Bildung des Chylus und der Lymphe.

In den Anfängen des Chylus- und Lymphgefässsystems sind Chylus und Lymphe als unorganisirte Flüssigkeiten enthalten; ihre Formelemente, die Lymphkörperchen, empfangen beide erst in den Lymphdrüsen, der Chylus zu einem kleinen Theil auch in den Follikeln des Darms. Auch die übrige Beschaffenheit beider Flüssigkeiten ändert sich offenbar in den Drüsen in Folge der Wechselwirkung mit dem Blute. Dies gilt namentlich für den Chylus, der bei seinem Lauf durch die Mesenterialdrüsen an Fett und Zucker ärmer, dagegen an Wasser reicher wird, während der Gehalt an Albuminaten und Salzen ziemlich unverändert zu bleiben scheint. Weniger erheblich sind die Metamorphosen, welche die Lymphe in ihren Drüsen erfährt, wie sich daraus ergibt, dass die aus den grossen Lymphgefässstämmen ausfliessende Lymphe sich unmittelbar in ihrer Zusammensetzung begreifen lässt, wenn man sie als ein durch feine Poren filtrirtes Blut betrachtet. Bei einer solchen Filtration müssen die Blutzellen zurückbleiben, es muss ferner das im Serum enthaltene Eiweis in geringerer Menge durchdringen, während die übrigen Serumbestandtheile unverändert in das Lymphgefässsystem übergehen können. In der That stimmt die Zusammensetzung der Lymphe mit dieser Annahme ziemlich nahe überein. Der feste Rückstand der Lymphe enthält nämlich weniger Albuminate und Fette und annähernd ebensoviel Salze als das Blutserum; der Gehalt an Extractivstoffen ist hingegen in der Lymphe etwas vermehrt, was offenbar von der Zersetzung der Gewebe herstammt. Nach C. Schmidt kann man sich daher vorstellen, dass das Serum des Blutes durch Transsudation unmittelbar zu Lymphe werde, indem von seinem Faserstoff ein Dritttheil, von seinem Eiweiss die Hälfte, Wasser, Zucker und Salze aber in nahezu unveränderter Menge in die Lymphgefässe übertreten. Ludwig und Tomsa haben ferner experimentell bestätigt, dass, wenn man bei getödteten Thieren in den Blutgefässen des Hodens einen künstlichen Blutstrom einleitet, aus den Lymphgefässen ein Filtrat hervorquillt, welches, ähnlich wie die Lymphe, ärmer an festen Bestandtheilen ist als das Blutserum.

Wie in den Lymphdrüsen und in den geschlossenen Follikeln des Darms die Lymphkörperchen entstehen, ist noch nicht direct beobachtet. Wahrscheinlich aber sind die Alveolen als die eigentlichen Bildungsstätten derselben anzusehen, wie ja auch die Follikel des Darms nur solche Lymphalveolen darstellen. Die in den Alveolen enthaltenen Drü-

Archiv 1845. Krause, Zeitschr. f. rat. Med., N. F. Bd. 7. Weiss, Archiv f. pathologische Anatomie, Bd. 22.

senzellen sind ohne Zweifel die Mutterzellen der Lymphkörperchen. Ausserdem vermehren sich die letzteren innerhalb der Chylus- und Lymphgefässe durch Theilung.

Nach C. Schmidt muss, wie im vorigen §. erwähnt wurde, jedenfalls nahezu die Hälfte des den Milchbrustgang durchfliessenden Chylus als eigentliche Lymphe, d. h. als abstammend aus dem Blute betrachtet werden. Sind nun von den 6,13 Kilogr. Milchbrustganginhalt auf ein Kilogr. Körpergewicht beim Pferde höchstens 3,4 als Chylus, 2,73 aber als Lymphe anzusehen, so lässt sich, unter der Voraussetzung, dass der Gehalt des Serums an Mineralbestandtheilen bei der Transsudation unverändert bleibt, die Menge des Blutes leicht berechnen, die zur Bildung jener 2,73 Kilogr. Lymphe erforderlich ist. Sie beträgt 5,67 Kilogr. Sonach spalten sich 5,67 Kilogr. Blut in 2,73 Kilogr. abfiltrirte Lymphe und 2,94 Kilogr. weiter kreisende Blutzellen nebst Serumrest*). Ob die fibrinbildenden Substanzen ebenfalls unmittelbar aus dem Blute filtriren oder in den Lymphdrüsen aus andern Eiweisskörpern gebildet werden, steht dahin. Jedenfalls tritt im Chylus erst nach dem Lauf durch die Mesenterialdrüsen Faserstoff in erheblicher Quantität auf. Ludwig und Tomsa stellten ihre Versuche mit faserstofffreiem Blutserum an. Es ergab sich, dass das Filtrat aus den todten Lymphgefässen ungefähr mit derselben Geschwindigkeit ausfliesst, mit welcher die Lymphe unter einem analogen Blutdruck abgesondert wird. Das benützte Blutserum enthielt 6,77—6,26 Proc. festen Rückstandes, das Filtrat dagegen lieferte 6,12 – 4,36 Proc. Die erhaltenen Werthe sind übrigens im Ganzen etwas grösser als die im Mittel für den festen Rückstand der Lymphe gewonnenen Zahlen. Diese schwanken nämlich ungefähr zwischen 3 und 6 Proc. **).

Nach dem Vorgang von H. Müller und von Kölliker nahm man früher allgemein an, dass die Lymphkörperchen in den Chylus- und Lymphgefässen auf dem Weg der freien Zellenbildung entstünden. Brücke war der Erste, welcher die Lymphdrüsen als die einzigen Bildungsstätten der Lymphkörperchen vertheidigte und dafür die bedeutende Zunahme des Chylus an diesen Elementen nach seinem Durchtritt durch die Mesenterialdrüsen anführte. Die zuvor schon vorhandenen Lymphkörperchen leitete er aus den Peyer'schen Follikeln ab. Brücke beobachtete, dass der bei fettloser Nahrung vor dem Eintritt in die Mesenterialdrüsen ganz durchscheinende Chylus in denselben durch die Beimischung der Lymphkörperchen undurchsichtiger wurde. Nachdem die freie Zellenbildung jetzt allgemein aufgegeben ist, zweifelt Niemand mehr daran, dass die Lymphkörperchen in den Drüsen aus Mutterzellen hervorgehen, ihre Vermehrung durch Theilung hat Kölliker beobachtet***).

§. 103. Bewegung des Chylus und der Lymphe.

Chylus und Lymphe sind in ihren Gefässen fortan in einer Bewegung begriffen, welche von den peripherischen Anfängen nach den grösseren

*) C. Schmidt, a. a. O.

**) Ludwig und Tomsa, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 46.

***) H. Müller, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 3. Kölliker, ebend. Bd. 4 und mikroskopische Anatomie, Bd. 2, 2. Brücke, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 9.

Lymphstämmen gerichtet ist, und durch welche daher die Ueberführung in das Venensystem erzielt wird. Die Geschwindigkeit, mit der diese Bewegung vor sich geht, ist eine äusserst langsame. Sie beträgt z. B. im Halslymphstamm junger Pferde nach Weiss nur 230 bis 297 Millim. in der Minute. Dem entsprechend ist auch der Druck, unter welchem die Lymphe fliesst, ein ziemlich unbedeutender. Weiss fand den Seitendruck im Halslymphstamm der Pferde gleich 10 bis 20 Millim. einer kohlensauren Natronlösung von 1,08 spec. Gewicht. Im Halslymphstamm der Hunde schwankt der Seitendruck nach den übereinstimmenden Versuchen von Noll und von Weiss zwischen 5 und 20 Millim. einer ähnlichen Lösung. Im Milchbrustgang der Pferde beträgt nach Letzterem der Seitendruck im Mittel 12 Millim. Quecksilber.

Die Kraft, durch welche Chylus und Lymphe in der angegebenen Richtung bewegt werden, hat ihren Sitz am peripherischen Anfang der Chylus- und Lymphgefässe. Wenn man daher ein Gefäss comprimirt, so entleert sich der gegen die grösseren Gefässstämme hin liegende Abschnitt, während der gegen die Peripherie hin gelegene Abschnitt sich stärker anfüllt. Der Ursprung jener bewegenden Kraft ist für Chylus und Lymphe jedenfalls ein verschiedener. Für den Chylus kann nicht wohl eine andere Ursache als die Contraction der Zotten die bewegende Kraft bilden. Indem die Zotte bei ihrer Zusammenziehung den Inhalt des in ihr befindlichen Chylusschlauchs in das aus diesem entspringende Chylusgefäss hineinpresst, wird auf den in dem letzteren schon enthaltenen Chylus ein Druck ausgeübt, durch den er nach den grösseren Chylusstämmen hinbewegt wird. Erschlafft nun die Zotte wieder, so wird das Rückstürzen des Chylus gegen den Zottenraum durch die in den Chylusgefässen befindlichen Klappen verhindert, und es kann daher die Zotte nur vom Darm aus sich wieder anfüllen.

Für die Bewegung der Lymphe gibt der Erguss derselben in die Gewebslücken, aus welchen die Lymphgefässe entspringen, den ersten Anstoss. Insofern liegt also die Ursache der Bewegung in dem von dem Blute ausgeübten Filtrationsdruck. Eine Bestätigung hierfür bildet es, dass jede Steigerung des Blutdrucks, z. B. in Folge von Unterbindung der Venen, den Lymphstrom erhöht. Aber der Blutdruck kann zwar die Transsudation der Lymphe bewirken, nicht aber durch die äusserst feinen Poren, durch welche jene Transsudation geschieht, auf die abgesonderte Lymphe herüberwirken. Der Druck, durch welchen die Lymphe bewegt wird, kann daher unmittelbar nur von den die Gewebslücken, in welchen die Lymphe sich ansammelt, begrenzenden Wandungen ausgehen. Die Elasticität dieser Wandungen übt einen um so grösseren Druck, je mehr durch Ansammlung von Lymphe die Wandungen ausgedehnt werden. Ausserdem kann ein von aussen her geschehendes Zusammendrücken der Wandungen dieser peripherischen Lymphräume die Entleerung der Lymphe bewirken. Ein solches Zusammenpressen ge-

schieht namentlich durch die Einwirkung der umgebenden Muskeln, wenn sich dieselben verkürzen; auch hier sichern die Klappen vor jeder Rückstauung der Flüssigkeit. In Folge heftiger Muskelbewegungen nimmt daher der Lymphstrom der in Bewegung gesetzten Organe zu. Gegen den Milchbrustgang hin nimmt die Summe des überhaupt ausgeübten Drucks natürlich fortwährend ab, in jedem einzelnen Gefäss aber nimmt der Druck zu, weil eine Menge kleinerer Gefässe sich zu wenigen grösseren vereinigt hat, und im Milchbrustgang selbst ist daher sowohl der Druck, unter dem die Lymphe strömt, als auch ihre Geschwindigkeit am grössten. Die Bewegung in dem Milchbrustgang wird ausserdem durch die Athmungsbewegungen beeinflusst. Bei der Inspiration sinkt der Druck und die Wandungen des Gangs collabiren, indem schnell der Chylus in die Schlüsselbeinvene abfliesst; bei der Exspiration steigt der Druck, die Wandungen werden durch die anfüllende Lymphe ausgedehnt, weil durch die Zusammendrückung des Brustkastens der Chylus aus der Brusthöhle zurückzufliessen strebt, und da er dies wegen der anwesenden Klappen nicht kann, in dem Milchbrustgang gestaut wird. Im Ganzen werden daher durch die Athmungsbewegungen Chylus und Lymphe in das Venensystem hineingepumpt, durch sehr beschleunigte Athmungsbewegungen wird desshalb auch der Mitteldruck in dem Milchbrustgang vergrössert.

Den Einfluss, welcher eine Erhöhung oder Verminderung des Blutdrucks auf den Lymphstrom ausübt, hat Ludwig gemeinsam mit Krause und mit Tomsa nachgewiesen Er erhöhte den arteriellen Druck theils durch Unterbindung der Venen, theils durch Durchschneidung des Sympathicus am Halse. Die erstere Operation beschleunigte in allen Fällen, die zweite aber nur zuweilen den Lymphstrom Eine Verminderung des arteriellen Drucks wurde zuerst durch Unterbindung beider Carotiden am Halse bewirkt. Aber der Erfolg blieb hier aus, der Lymphstrom zeigte sich nicht merklich vermindert. Doch war auch dieser Versuch nicht einwurfsfrei, da leicht ein collateraler Kreislauf sich eröffnen konnte. In seinen neuesten gemeinsam mit Einbrodt und Tomsa unternommenen Versuchen brachte daher Ludwig durch einen in die vena jugularis eines Hundes eingebrachten Katheder eine Blase in den rechten Herzvorhof, die sodann aufgeblasen wurde, und die, indem sie den Vorhof vollständig ausfüllte, das Blut verhinderte in den rechten Ventrikel zu strömen. Dadurch staute sich also das Blut in den grossen Venen, und die Arterien bekamen keine Zufuhr mehr. Der Druck in der Carotis sank daher sogleich beträchtlich, und der Lymphstrom hörte entweder ganz auf oder wurde doch sehr vermindert. Ein weiterer Beweis für den Einfluss des Blutdrucks liegt in den schon im § 102 erwähnten Versuchen Tomsa's, wornach noch in der Leiche durch Injection von Flüssigkeiten in die Blutgefässe ein Abfluss aus den Lymphgefässen erzeugt wird. Dass durch Muskelbewegungen, sowie auch durch Druck auf die peripherischen Lymphräume, der Lymphstrom erhöht wird, hatten schon Ludwig und Noll beobachtet. Krause hat dann gefunden, dass durch Reizung der Mundschleimhaut (des Trigeminus) oder auch durch Reizung des blossgelegten nervus facialis bis zum Eintritt von Krämpfen in den Gesichtsmuskeln der Abfluss der Lymphe beschleunigt wird. Donders war hiernach geneigt, einen directen Einfluss der Nervenerregung auf

die Lymphabsonderung anzunehmen, ähnlich wie sie bei der Secretion des Speichels vorkommt. Dagegen bemerkte Ludwig, dass es niemals durch Reizung der Nerven gelingt, eine völlig stockende Lymphabsonderung hervorzurufen, sondern immer nur eine bereits vorhandene zu verstärken. Dies erklärt sich nur, wenn man annimmt, dass die Nervenerregung nicht selbst Absonderung von Lymphe erzeugt, sondern bloss durch die Contraction der Muskeln entleerend auf die Räume wirkt, in welchen sich Lymphe angesammelt hat Auch bewirkt die Erregung der Nerven solcher Organe, die nicht mit quergestreiften Muskeln versehen sind, wie des Hodens, keine Vermehrung der Lymphabsonderung. Ausser den genannten Einrichtungen gibt es noch andere mehr localer Art, welche vermuthlich auf das Strömen der peripherischen Lymphe einwirken. So üben nach Dybkowsky die offenen Enden der Lymphgefässe der Pleurawand bei jeder Inspirationsbewegung des Thorax eine Saugwirkung aus, und einen ähnlichen Saugapparat bilden nach Ludwig und Schweigger-Seidel die Lymphgefässe auf der Peritonealseite des Zwerchfells *).

Die Veränderungen des Seitendrucks im Milchbrustgang bei den Athmungsbewegungen hat Weiss unter Bidder's Leitung studirt. Er sah den mittleren Druck durch frequentere Athembewegungen von 12 auf 15 Millim. Quecksilber steigen. Bei der Inspiration kam es häufig zu einem negativen Druck, der im Maximum 5,78 Millim. betrug. Die Druckschwankungen bei In- und Exspiration sind sonach ziemlich beträchtlich. Die Strömungserscheinungen im Milchbrustgang, wie sie durch die Athmungsbewegungen regulirt werden, gleichen übrigens vollständig denjenigen in den grossen Venen, die im Capitel über Blutbewegung, auf das wir hiemit verweisen, ausführlicher zu erörtern sind.

3. Die Blutbereitung.

§. 104. Blutbildung aus Chylus und Lymphe.

Chylus und Lymphe erfahren auf ihrem Weg in das Venensystem eine allmälige Umwandlung, durch die sie in ihrer Zusammensetzung dem Blute immer ähnlicher werden. Diese Umwandlung besteht in einer Zunahme der festen Bestandtheile überhaupt, welche übrigens vorzugsweise die Eiweisskörper trifft, während Fett und Zucker an Menge abnehmen. Die Zunahme der Eiweisskörper ist theils durch die grössere Menge von Faserstoff im Serum, theils durch die Zunahme der vorzugsweise aus fest-flüssiger Albuminsubstanz, bestehenden Lymphkörperchen bedingt. Die Stätten dieser Umwandlungen sind die Lymphdrüsen. Sie bilden aus Chylus und Lymphe eine Flüssigkeit, deren Plasma mit dem Blutplasma schon fast übereinstimmt, während ihre Zellen durch eine innere Metamorphose in Blutzellen übergehen können. Diese innere Metamorphose, wodurch die Lymphkörperchen direct in Blutkörperchen sich

*) Krause, Zeitschr. f. rat Med., N. F., Bd. 7. Tomsa, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 46. Ludwig, öster. med. Jahrbücher, 1863, und Ber. der sächs. Ges. 1866 (Dybkowsky, Schweigger).

umwandeln, scheint zum Theil in den Chylus- und Lymphgefässen, zum grösseren Theil aber erst in der Blutbahn vor sich zu gehen. Wahrscheinlich sind die namentlich in den grösseren Chylus- und Lymphgefässen vorkommenden rothen Blutkörperchen als solche Umwandlungsproducte von Lymphkörperchen zu betrachten. Dagegen scheint es, dass nicht alle Lympkkörperchen dieses Ziel erreichen. Viele erfahren sichtlich unter theilweiser Verfettung einen körnigen Zerfall und lösen dann wahrscheinlich im Plasma sich auf.

Direct nachgewiesen ist der Uebergang der Lymphkörperchen in Blutkörperchen noch nicht unzweifelhaft. Allerdings sind manchmal im Blute blassere Blutkörperchen oder gelblich gefärbte Lymphkörperchen zu finden, ob man es aber dabei gerade mit Uebergangsformen zu thun hat, bleibt fraglich. Die Annahme, dass jene Umwandlung in Blutkörperchen wirklich stattfindet, ist jedoch einfach aus dem Grunde nothwendig, weil wir beim erwachsenen Menschen keine andere Entstehungsweise der Blutkörperchen kennen. Im nächsten Capitel werden wir ausserdem sehen, dass die andern Organe, die neben dem Chylus- und Lymphgefässsystem noch eine Beziehung zur Blutbildung haben, wie die Milz, ebenfalls durch die Bildung einer grossen Menge von Lymphkörperchen sich auszeichnen *).

III. Das Blut und die Blutbewegung.

§. 105. Uebersicht und Eintheilung.

Das Blut ist eine mit organisirten Elementen ausgestattete Flüssigkeit, welche den Centralheerd des gesammten Ernährungsprocesses bildet, indem sie die durch den Chylus aus der Nahrung und durch die Lymphe aus ihrem eigenen Ueberschuss zugeführten Stoffe sich aneignet, sodann die für die Ernährung der einzelnen Gewebe dienenden Bestandtheile während ihrer Bewegung durch die Körperorgane an die Gewebe abgibt, ferner die aus der Zersetzung der Gewebe hervorgegangen Stoffe in sich aufnimmt und diese endlich durch die verschiedenen Secrete nach aussen absondert. Wir haben daher in diesem Capitel zu handeln:

1) von dem Blute, seiner Beschaffenheit, Zusammensetzung und Menge,

2) von der Blutbewegung, und

3) von den Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn in Folge der aus dem Blute geschehenden Ernährung der Gewebe.

*) Nasse, Art. Blut im Handwörterb. der Physiologie, Bd. 1. Kölliker, Zeitschr. f. rat. Medicin, Bd. 4, und mikroskop. Anatomie, Bd. 2, 2.

1. Das Blut.

§. 106. Physikalische Eigenschaften und Formbestandtheile des Blutes.

Das Blut des Menschen ist eine undurchsichtige, bald hell bald dunkel kirschroth, zuweilen auch in auffallendem Licht grünlich gefärbte Flüssigkeit von fadem Geschmack, eigenthümlichem Geruch und einem mittleren specifischen Gewicht von 1,06 (schwankend zwischen 1,045 und 1,075). Die Temperatur des Blutes wechselt in den verschiedenen Gefässprovinzen zwischen 34,02° C. und 41,3° C. Einige Zeit nach der Entfernung des Blutes aus den Gefässen des Lebenden zeigt dasselbe die Erscheinung der Gerinnung. Diese besteht gewöhnlich darin, dass sich das Blut in einen rothen Klumpen, den Blutkuchen, und in eine darüber schwimmende gelbliche Flüssigkeit, das Blutserum, scheidet. Zuweilen zeigt sich der Blutkuchen nicht durchweg roth, sondern in seiner obersten unmittelbar von dem Serum bedeckten Schichte von hellgelber Farbe. Man bezeichnet diese Schichte als die Speckhaut, auch Entzündungshaut (crusta inflammatoria), weil sie in dem Blute von Individuen, die an entzündlichen Krankheiten leiden, besonders häufig getroffen wird; sie bildet sich namentlich dann, wenn eine ungewöhnlich lange Zeit bis zur Gerinnung verfliesst.

Durch eine Temperatur von 0°, durch Zusätze kleiner Mengen von Säuren, Alkalien, kohlensauren Alkalien und Ammoniak, ferner durch Einleiten von Kohlensäure sowie durch Mittelsalze (Chlornatrium, Chlorkalium, Salpeter u. s. w.) kann die Gerinnung des Blutes verhindert oder verzögert werden. In diesem Fall scheidet sich nach einiger Zeit das Blut in einen dunkelrothen Bodensatz und in eine darüberstehende durchsichtige oder opalisirende Flüssigkeit, das Plasma. Letzteres coagulirt, wenn die Einflüsse, die seine Gerinnung verhinderten, aufhören, zu einer Gallerte welche sich allmälig zusammenzieht und sich so in einen festen, sehr elastischen Eiweisskörper, den Faserstoff, und in das dünnflüssige Blutserum trennt. Den nämlichen Eiweisskörper erhält man durch Auswaschen des Blutkuchens oder durch Quirlen des frisch gelassenen Blutes mit einem Stabe, wobei der Faserstoff an letzterem in langen Fasern hängen bleibt.

Die mikroskopische Analyse des Blutes zeigt, dass dasselbe nicht eine homogene Flüssigkeit ist, sondern dass es eine grosse Zahl kleiner Körperchen suspendirt enthält. Es sind diess die Blutkörperchen und die Lymphkörperchen (§. 100), die man beide von einander auch als rothe und weisse Blutkörperchen unterscheidet.

Die rothen Blutkörperchen oder Blutzellen (Fig. 33) sind kreisförmige, biconcave Scheiben mit abgerundeten, etwas aufgewulsteten Rändern. Ihr Breitedurchmesser beträgt im Mittel $^1/_{340}'''$ (schwankend zwischen $^1/_{250}$ und $^1/_{500}'''$), ihr Dickedurchmesser $^1/_{1600}'''$ (schwankend zwischen $^1/_{5000}$ und $^1/_{100000}'''$). Ein einzelnes Blutkörperchen erscheint bei durchfallendem Lichte entweder gelb oder grünlich, mehrere zusammen liegend erscheinen röthlich gefärbt. Die ganze Masse des Blutkörperchens ist meistens vollkommen homogen, es ist an demselben weder eine Membran noch ein Kern optisch zu unterscheiden. Die Blutkörperchen besitzen ein höheres specifisches Gewicht als das Plasma, sie sinken daher in diesem unter und bilden so die rothe Bodenschichte, welche bei verhinderter Blutgerinnung entsteht. In dem gewöhnlichen Blutkuchen dagegen findet man sie dicht in den Maschen des Faserstoffgerinnsels eingeschlossen. In Wasser quellen die Blutkörperchen bedeutend auf und nehmen dadurch eine sphärische Form an. Bei längerer Einwirkung des Wassers wird aus denselben der Farbstoff nebst andern in Wasser löslichen Körpern ausgezogen, während eine in Wasser unlösliche Masse zurückbleibt, welche die Form der Blutkörperchen beibehält. Aehnlich dem Wasser, nur weit schneller wirken Aether und Chloroform, die verdünnten Lösungen schwacher Säuren, wie der Essigsäure, Oxalsäure, sowie die Entgasung des Blutes, namentlich die Austreibung des in demselben enthaltenen Sauerstoffgases. Vollständig, ohne zurückbleibenden Rückstand, aufgelöst werden dagegen die Blutkörperchen durch Gefrierenlassen des Blutes, durch starke elektrische Schläge, ferner durch die Alkalien und durch die meisten concentrirten Säuren; eine Ausnahme bilden die Salpetersäure, Chromsäure, Gerbsäure, durch welche die Blutkörperchen alsbald gerinnen und schrumpfen. Gleich den letzteren verhalten sich die Salze der schweren Metalle, Alkohol, Kreosot, und überhaupt alle Substanzen, welche Eiweisskörper zur Gerinnung bringen. Hierbei entstehen immer körnige Niederschläge innerhalb der Blutkörperchen. Rein endosmotisch wirken dagegen die neutralen Alkalisalze und der Zucker auf die Blutkörperchen ein. In concentrirter Lösung machen sie dieselben schrumpfen, indem sie ihnen Wasser entziehen, in Lösungen, die der Concentration des Blutserums gleichkommen, lassen sie deren Form vollkommen ungeändert, und in noch verdünnteren Lösungen wirken sie ähnlich dem reinen Wasser.


Fig. 33.

Obgleich sonach weder durch die optische Zergliederung noch durch die Behandlung mit Reagentien an dem Blutkörperchen die wesentlichen Bestandtheile der Zelle sich nachweisen lassen, so muss dasselbe dennoch seiner Entwicklungsweise nach als eine Zelle betrachtet werden, da den Blutkörperchen der Embryonen in einer früheren Entwicklungszeit die wesentlichen Bestandtheile der Zelle zukommen, und ohne Zweifel

jedes einzelne Blutkörperchen im Anfang seiner individuellen Entwicklung (als Chylus- oder Lymphkörperchen) eine eigentliche Zelle gewesen ist. Ueberdies persistirt ein wesentlicher Zellenbestandtheil, der Kern, bei vielen Thieren während des ganzen Lebens in dem fertigen Blutkörperchen.

In dem Verhalten der Blutkörperchen gegen Reagentien, namentlich in ihrem endosmotischen Verhalten gegen Wasser und Salzlösungen, sehen Viele einen Beweis für die Existenz einer Membran. So soll das Wasser den gesammten Inhalt des Blutkörperchens extrahiren und die leere Hülle zurücklassen. Aber es lässt sich durchaus nicht beweisen, dass die nach der Wassereinwirkung zurückbleibenden blassen Blutscheiben, die oft nur durch Färbung mit Jodlösung deutlich sichtbar werden, wirklich bloss Membranen sind. Es nimmt sich eine solche blasse Scheibe viel eher wie das Gerüste eines festen Körpers aus, in welchen der gelöste Blutfarbstoff imbibirt ist. Für diese Annahme spricht besonders auch das Verhalten der Blutkörperchen gegen mechanische Einwirkungen. Rollett vermischte Blut mit einer allmälig erstarrenden Leimlösung. Trotz der beträchtlichen Formänderungen, welche hierbei die Blutkörperchen durch den Druck der erstarrenden und Risse bildenden Gallerte erfuhren, konnte niemals ein Zerplatzen einer Membran beobachtet werden. Jedes Blutkörperchen verhält sich solchen Einwirkungen gegenüber wie eine weiche, elastische Masse von durchaus gleichmässigem Aggregatzustand*). Ausserdem sprechen schon die Formveränderungen, welche die biconcaven Blutscheiben der Säugethiere bei ihrer Quellung in Wasser erfahren, gegen die Existenz einer Membran. Zunächst quellen nämlich immer die Ränder der Blutscheiben, und erst zuletzt verschwindet die centrale Depression.

Niedere Temperatur und elektrische Schläge bewirken nach Rollett bei genügend langer Einwirkung eine vollständige Auflösung der Blutkörperchen. Das Blut geht in Folge dessen in eine dunkel lackfarbene und durchsichtige Flüssigkeit über, worin der Beweis liegt, dass die Undurchsichtigkeit des Blutes nur in den darin suspendirten Körperchen seinen Grund hat. Bei äusserer Einwirkung der Kälte, oder Elektricität wird blos der Farbstoff gelöst, und das farblose Stroma sinkt allmälig zu Boden. In höherer Temperatur zeigen nach M. Schultze die Blutkörperchen ähnliche Formänderungen wie etwa eine schmelzende Substanz; bei 60° lösen sie sich dann ebenfalls zu einer lackfarbenen Flüssigkeit. Sendet man Entladungsschläge durch eine Blutschichte, so hellt dieselbe allmälig und in einer Weise sich auf, wie es der Vertheilung des elektrischen Stroms entspricht. Die Gasbefreiung des Blutes bewirkt dagegen nicht eine vollständige Auflösung der Körperchen sondern eine Scheidung derselben in eine gefärbte Lösung und in einen festen farblosen Rückstand. Das Blut wird braunroth oder selbst schwarz und bleibt undurchsichtig. Preyer hat neuerdings wahrscheinlich gemacht, dass es vorzugsweise die Sauerstoffberaubung der Blutkörperchen ist, welche diese Zersetzung derselben bedingt. Der schon öfter und namentlich auch von Harless behauptete gestaltverändernde Einfluss der Respirationsgase, wornach die Blutkörperchen durch Kohlensäure sich aufblähen, durch Sauerstoff einschrumpfen sollen, ist bis jetzt nicht sicher bestätigt**).

*) Rollett, Wiener Sitzungsber., Bd. 46.

**) Harless, über den Einfluss der Gase auf die Form der Blutkörperchen, Erlangen 1846. Rollett, Wiener Sitzungsber. Bd. 46 u. 47. Preyer, ebend. 1863. M. Schultze, Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 1.

Dier ersten Blutkörperchen der Embryonen sind bei allen Thieren kernhaltige, farblose Zellen mit feinkörnigem Inhalt, die mit den übrigen Bildungszellen vollkommen identisch sind, und sich vielfach noch durch Theilung vermehren. Allmälig platten diese Zellen sich ab, der Kern verkleinert sich, bekommt eine Neigung zu zerfallen und verschwindet endlich, während gleichzeitig die centrale Excavation sowie die gelbliche Färbung eintritt und damit das Blutkörperchen fertig ist. Aber nicht bloss beim Embryo, sondern auch beim erwachsenen Menschen hat ohne Zweifel jedes Blutkörperchen in seiner frühern Entwicklung die sämmtlichen Bestandtheile einer Zelle. Denn, wie wir in §. 104 gesehen haben, gehen die Chylus- und Lymphzellen direct in Blutkörperchen über. Die Chylus- und Lymphzellen aber stimmen namentlich im Anfang ihres Bestehens mit den ersten Bildungszellen aller Elementartheile, auch der Blutkörperchen des Embryo, überein. Bei allen übrigen Wirbelthieren mit Ausnahme der Säugethiere sowie bei den Wirbellosen bleibt der Kern der Blutkörperchen bestehen. Zuweilen, z. B. in den Blutkörperchen des Frosches ist der Kern unmittelbar von einer feinkörnigen Masse (vielleicht Protoplasma) umgeben. Während die Blutkörperchen der meisten andern Säugethiere vollkommen denjenigen des Menschen gleichen und nur Grössenabweichungen zeigen, haben die übrigen Wirbelthiere fast ausnahmslos ellipsoidische Blutkörperchen mit entweder kugeligem oder ellipsoidischem Kern. Am kleinsten sind unter ihnen die Blutkörperchen der Vögel ($^1/_{250}$—$^1/_{120}$'''), am grössten diejenigen der Amphibien ($^1/_{120}$ – $^1/_{40}$'''). Unter den Säugethieren zeigen nur die Blutzellen einiger Wiederkäuer (Kameel, Lama und Alpaka) die Form ovaler Scheiben. Die Blutkörperchen der Wirbellosen sind fast immer ungefärbt und gleichen den Lymphkörperchen der Wirbelthiere*).

§. 107. Chemische Bestandtheile des Blutplasmas.

1) Der Faserstoff, der durch Gerinnen des blutkörperchenfreien Plasmas, durch Auswaschen des Blutkuchens oder durch Quirlen des Blutes erhalten wird, ist ein sehr elastischer, Platten, Netze oder Fasern bildender Eiweisskörper, welchem in der Regel Fette des Serums, Salze und farblose Blutzellen mechanisch adhäriren. Er besitzt in hohem Grad das Vermögen Wasserstoffsuperoxyd zu zersetzen, wahrscheinlich indem er das zweite Sauerstoffatom des HO_2 aus Antozon in Ozon verwandelt, worauf sich dasselbe mit einem weiteren Antozonatom zu neutralem Sauerstoff verbindet (Schönbein).

Der Faserstoff löst sich in Essigsäure und Alkalien (als Acidalbumin und Alkalialbuminat) gleich andern geronnenen Eiweisskörpern, unterscheidet sich aber von diesen durch seine Löslichkeit in wässerigen Lösungen von Salpeter, Kochsalz und schwefelsauerem Natron. Der aus diesen Lösungen coagulirte Eiweisskörper ist nicht mehr Fibrin sondern

*) Ueber die mikroskopischen Eigenschaften des Blutes und die Entwicklung der Blutkörperchen vergl. Böttcher, Archiv f. gesch. Anat. Bd. 36. Erb, ebend. Bd. 34. Klebs, ebend. Bd. 38. v. Reklinghausen, Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 2.

geronnenes Albumin. In Berührung mit verdünnter Salzsäure geht der Faserstoff in lösliches Syntonin über, welches dann beim Neutralisiren der Flüssigkeit niederfällt. Auch das Syntonin kann niemals mehr in Faserstoff umgewandelt werden.

Wie der Faserstoff nicht als solcher, sondern nur durch Umwandlung in andere, lösliche Eiweisskörper gelöst werden kann, so ist er auch nicht als solcher in dem Plasma gelöst enthalten, sondern in diesem existiren, wie A. Schmidt gezeigt hat, zwei Eiweisskörper als Fibringeneratoren und der Faserstoff selbst ist ein durch das Aufeinanderwirken beider entstehender Niederschlag. Jene Fibringeneratoren sind die fibrinoplastische und die fibrinogene Substanz.

Die fibrinoplastische Substanz (auch Globulin oder Paraglobulin genannt) theilt mit dem aus den Blutkörperchen und der Krystalllinse gewonnenen Eiweisskörper die Eigenschaft aus stark verdünnten Lösungen durch Einleiten von Kohlensäure gefällt zu werden. Man erhält sie daher aus dem Plasma, wenn man dasselbe mit etwa dem 10fachen Volum eiskalten Wassers verdünnt und dann einen Kohlensäurestrom einleitet. Der so entstehende Niederschlag ist in verdünnten Säuren und Alkalien sowie in mit Luft oder Sauerstoffgas geschütteltem Wasser löslich. Aus diesen Lösungen wird die Substanz durch genaue Neutralisation oder durch Einleiten von Kohlensäure wieder niedergeschlagen; dagegen wird sie durch Erhitzen nicht gefüllt: durch letzteres Merkmal unterscheidet sie sich von dem Globulin, mit dem sie sonst in ihren Löslichkeitsverhältnissen übereinstimmt. Wird der Niederschlag auf über 60° erwärmt, so verliert er seine charakteristischen Eigenschaften, indem er in geronnenes Albumin übergeht.

Die fibrinogene Substanz (das Fibrinogen) kann aus dem von der fibrinoplastischen Substanz befreiten Plasma dargestellt werden, indem man diesem zuerst durch Einengung im Vacuum die zugefügte Kohlensäure wieder entzieht und dann kleine Mengen von absolutem Alkohol oder einer Mischung von Alkohol und Aether hinzufügt. Der sich bildende Niederschlag stimmt nach seinen Reactionen vollständig mit der fibrinoplastischen Substanz überein, er ist namentlich gleich dieser in sauerstoffhaltigem Wasser löslich und wird aus seinen Lösungen durch Kohlensäure gefällt, nur entsteht letztere Fällung langsamer und schwerer. Man kann daher auch die fibrinogene Substanz nach der Ausfällung der fibrinoplastischen dadurch darstellen, dass man das Plasma noch weiter verdünnt und die Einleitung des Kohlensäurestroms fortsetzt.

2) Das Serum, die nach der Ausscheidung des Faserstoffs aus dem Plasma oder nach der Entfernung des Blutkuchens aus dem Gesammtblute zurückbleibende wässerige Flüssigkeit, enthält noch eine geringe Menge fibrinoplastischer Substanz, welche durch Kohlensäure niedergeschlagen werden kann; das Fibrinogen dagegen ist vollständig in den ausgeschiedenen Faserstoff übergegangen. Ausserdem führt das

Serum ein Albuminat (Serumcaseïn), welches bei der Neutralisation einen Albuminniederschlag erzeugt. Dieses Albuminat ist, da das Serum vorwiegend Natron enthält, ohne Zweifel Natronalbuminat. Aus dem durch CO_2 von fibrinoplastischer Substanz und durch Neutralisiren von Natronalbuminat befreiten Serum erhält man endlich beim Erhitzen der schwach saueren Flüssigkeit einen Niederschlag von gewöhnlichem Albumin (Serumeiweiss). Fette (Stearin, Palmitin und Oleïn) sind gewöhnlich nur in sehr geringer Menge im Serum enthalten; sie nehmen zu nach reichlichem Fettgenuss und können dann dem Serum eine milchige Beschaffenheit verleihen. Verseifte Fette, Cholesterin finden sich in Spuren; Traubenzucker ist ein constanter Bestandtheil aller Blutsorten mit Ausnahme des Pfortaderblutes. Milchsäure, ebenso Buttersäure und andere flüchtige Fettsäuren sind bis jetzt nur im Gesammtblute nachgewiesen, finden sich aber ohne Zweifel sowohl im Serum wie in den Blutkörperchen; vorwiegend im ersteren sind wahrscheinlich die ebenfalls aus dem Gesammtblut dargestellten stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte, Harnstoff, Kreatin, Kreatinin, Harnsäure, Hippursäure, enthalten. Nach Abscheidung dieser Substanzen bleibt noch ein Rest sogenannter Extractivstoffe, d. h. in Wasser löslicher Materien, die bis jetzt nicht von einander getrennt und rein dargestellt werden konnten. Unter den Mineralbestandtheilen sind Kali, Natron, Kalk, Bittererde, Chlor, Phosphorsäure und Schwefelsäure in wägbarer Menge vorhanden; Natron und Chlor sind unter ihnen überwiegend. Von Gasen enthält das Serum Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff, die beiden letzteren in sehr geringer Menge und blos mechanisch absorbirt; dagegen findet sich die Kohlensäure in beträchtlicher Quantität, und zwar theils einfach absorbirt theils chemisch gebunden. (Näheres über die Serumgase s. in §. 109.)

In 100 Theilen Pferdeblutplasma fand Hoppe:

Wasser	90,84
Feste Stoffe . . .	9,16
Faserstoff	1.01
Albumin	7,76
Fette	0,12
Extracte	0,40
Lösliche Salze . .	0,64
Unlösliche Salze . .	0,17

Die Asche des menschlichen Serums fand C. Schmidt folgendermassen zusammengesetzt:

100 Theile Serum enthalten:

Cl	0,533	CaO	0,016
SO_3	0,013	MgO	0,010
PO_5	0,032	Ka	0,031
O (an Ka und Na gebunden)	0,045	Na	0,341

Hiernach enthält die Serumasche offenbar vorwiegend NaCl neben freiem NaO, dagegen wenige KaCl und PO_5-Salze.

Die Gewinnung von Blutplasma ist wegen der raschen Gerinnung des aus der Ader gelassenen Blutes mit Schwierigkeiten verknüpft. Am besten eignet sich dazu nach F. Hoppe Pferdeblut. Erkältet man dasselbe auf 0°, so bleibt es längere Zeit flüssig, die Blutkörperchen senken sich, und das klare Plasma kann oben abgegossen werden. Auch zur Darstellung reinen Faserstoffs und reinen Serums bedient man sich am zweckmässigsten des so getrennten Plasmas.

Die genauere Kenntniss der Eiweisskörper des Plasmas ist neueren Ursprungs. Früher nahm man an, in dem Plasma seien nur zwei Albuminstoffe, Faserstoff und Serumeiweiss, enthalten. Der erstere sollte bei der Blutgerinnung einfach aus einer löslichen in eine unlösliche Modification übergehen. Panum unterschied dann zuerst den durch Neutralisation des Serums fällbaren Eiweisskörper als Serumcaseïn, und A. Schmidt zeigte, dass das Serum von den beiden durch ihn unterschiedenen Fibringeneratoren noch ziemliche Mengen fibrinoplastischer Substanz, aber kein Fibrinogen mehr enthält*).

§. 108. Chemische Bestandtheile der Blutkörperchen.

Die farblosen Blutkörperchen bestehen, wie die mikrochemische Untersuchung lehrt, ihrer Hauptmasse nach aus einem Gemenge von Eiweisssubstanzen, wie solche überall das Protoplasma zusammenzusetzen pflegen; in diesem Gemenge befinden sich häufig Fettkörnchen. Die Kerne bestehen ebenfalls aus einem Eiweisskörper, der sich von den Albuminstoffen des Protoplasmas dadurch unterscheidet, dass dieses in Essigsäure gelöst wird, während jener darin schrumpft und körnige Niederschläge ausscheidet.

Die rothen Blutkörperchen können, wie wir in §. 106 gesehen haben, durch verschiedene physikalische und chemische Agentien in eine farblose ungelöst bleibende Masse, das Stroma, und in eine roth gefärbte Flüssigkeit getrennt werden, welche den Farbstoff des Blutes, das Hämoglobin führt. Das Stroma schliesst den aus Albuminstoffen bestehenden Kern ein, wo ein solcher existirt (s. §. 106). Ausserdem enthalten die rothen Blutkörperchen Mineralbestandtheile, die theils mit dem Hämoglobin in Lösung übergehen, theils an dem Stroma zurückbleiben, und Gase, die vorzugsweise an das Hämoglobin gebunden sind.

1) Das Stroma der Blutkörperchen ist bei gewöhnlicher Temperatur in Wasser und verdünnten Salzlösungen unlöslich. Beim Erwärmen auf 60° C. zerfällt es zuerst in Tropfen und löst sich dann auf. Bei Versetzen des die Stromata suspendirt enthaltenden Serums mit Aether, Alkohol und Chloroform lösen sich dieselben allmälig schon in der Kälte, schneller in der Wärme auf. Ebenso werden sie durch verdünnte Alkalien, Ammoniak und die meisten verdünnten Säuren rasch in Lösung gebracht. Durch wiederholte Einwirkung der Kälte oder

*) Hoppe, Archiv f. path. Anatomie Bd. 9. Panum, ebend. Bd. 3. A. Schmidt, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1861 u. 62.

elektrischer Entladungsschläge werden die anfangs die Form der Blutkörperchen beibehaltenden Stromata in immer kleinere Fragmente zerfällt, von denen es zweifelhaft ist, ob sie sich schliesslich im Serum lösen oder wegen ihrer Kleinheit dem Auge verloren gehen.

Aus den Blutkörperchen können zwei Stoffe dargestellt werden, welche wahrscheinlich innig gemengt die Substanz des Stromas bilden. Der eine dieser Stoffe ist fibrinoplastische Substanz, der andere Protagon. Man erhält die erstere, wenn man aus den möglichst vom Serum befreiten Blutkörperchen das Hämoglobin durch Wasser auszieht und dann den im Wasser ungelösten Rückstand in O-haltigem Wasser löst und durch CO_2 wieder niederschlägt. Aus der im O-haltigen Wasser nicht gelösten Masse kann dann durch Ausziehen mit Aether das Protagon neben Cholesterin erhalten werden. Kernhaltige Blutkörperchen (von Vögeln, Amphibien) hinterlassen nach dieser Behandlung einen nicht unbeträchtlichen Rest, der die Substanz der Blutkörperchenkerne zu enthalten scheint. Derselbe besteht aus einem in Salzlösungen und verdünnter Salzsäure löslichen, sonach wahrscheinlich mit dem Fibrin identischen Eiweisskörper.

2) Das Hämoglobin (Hämatoglobulin, Hämatokrystallin) findet sich in wässeriger Lösung imbibirt in das Stroma, von welchem es durch die oben genannten physikalischen und chemischen Agentien getrennt werden kann. Aus seinen Lösungen lässt sich das Hämoglobin krystallisirt erhalten. Man stellt zu diesem Zweck eine möglichst reine und concentrirte Hämoglobinlösung dar, etwa durch Entfernen des Plasmas von den Blutkörperchen, nachheriges Auflösen der letzteren (durch niedrige Temperatur, elektrische Schläge u. s. w.) und Trennung von der sich absetzenden Stromasubstanz. Aus der auf 0° erkälteten Flüssigkeit scheidet sich dann das Hämoglobin in rothen, meist dem rhombischen System angehörenden Krystallmassen ab. Das Hämoglobin ist in kaltem Wasser und verdünntem Alkohol schwer, leichter in warmem Wasser löslich. Sehr löslich ist es in verdünnten Alkalien, daher es auch vom Blutserum gelöst wird. Durch Erhitzen auf 70 bis 80° C., durch concentrirten Alkohol sowie durch schwere Metallsalze, Säuren und concentrirte kaustische Alkalien werden die Hämoglobinlösungen zersetzt, indem sich das Hämoglobin in einen Eiweisskörper und einen rothen Farbstoff, das Hämatin, spaltet. Manche dieser Agentien, so namentlich höhere Temperatur, Alkohol, schwere Metallsalze und Mineralsäuren, schlagen den Eiweisskörper in coagulirter Form nieder, während der Farbstoff gelöst bleibt, andere, wie die Alkalien und die organischen Säuren, behalten beide Zersetzungsproducte in Lösung. Setzt man zur essigsauren Lösung etwas Kochsalz, so scheiden sich nach einiger Zeit mikroskopische Krystalle von salzsaurem Hämatin (auch Hämin genannt) aus.

Weder das Hämatin noch der bei der Zersetzung des Hämoglobin gewonnene Eiweisskörper sind als solche in dem Hämoglobin enthalten.

Denn das letztere zeigt andere optische Eigenschaften als eine Hämatinlösung, und der ausgeschiedene Eiweisskörper ist von dem gewöhnlichen geronnenen oder (als Alkalialbuminat und Acidalbumin) gelösten Albumin nicht zu unterscheiden, während der in der Verbindung des Hämoglobin enthaltene Eiweisskörper, das Globulin, entweder mit der fibrinoplastischen Substanz identisch oder jedenfalls ihr nahe verwandt ist. Dies geht daraus hervor, dass aus einer Hämaglobinlösung durch CO_2 Eiweiss gefällt wird. Nach A. Schmidt ist diese Fällung in O-haltigem Wasser löslich und erzeugt in fibrinogenhaltigen Flüssigkeiten eine Fibrinfällung, nach Kühne dagegen ist dieselbe, wenn reine Hämoglobinlösung verwendet wurde, in O-haltigem Wasser unlöslich und erzeugt mit Fibrinogen keinen Faserstoffniederschlag, unterscheidet sich also dadurch von fibrinoplastischer Substanz. Da jedoch das Globulin immerhin in seinen übrigen Reactionen, namentlich in der Fällbarkeit durch Kohlensäure, mit der fibrinoplastischen Substanz übereinstimmt, so kann die Annahme, dass die fibrinoplastische Substanz aus dem Hämoglobin hervorgeht, als höchst wahrscheinlich bezeichnet werden; man muss hierbei nur voraussetzen, dass bei der Spaltung des Hämoglobins der in ihm präformirte Eiweisskörper eine Modification erfährt, durch die er erst in fibrinoplastische Substanz übergeht. Ob bei dieser natürlichen Spaltung des Hämoglobins noch andere Producte entstehen, oder ob ein zurückbleibender Paarling alsbald durch die Assimilation anderer Albuminstoffe (z. B. von Serumeiweiss) sich wieder zu Hämoglobin ergänzt, ist unbekannt. Vielleicht finden beide Vorgänge neben einander statt. Bei der künstlichen Zersetzung des Hämoglobins in Hämatin und Albumin treten immer einige flüchtige Säuren (Buttersäure, Ameisensäure) auf, durch welche die Flüssigkeit eine sauere Reaction annimmt.

Das in den Blutkörperchen enthaltene sowie das nach den gewöhnlichen Methoden aus ihnen dargestellte Hämoglobin enthält stets Sauerstoff, der jedenfalls nicht bloss mechanisch absorbirt sondern locker chemisch gebunden ist (§. 109), obgleich er grossentheils durch blosses Evacuiren unter der Luftpumpe entfernt werden kann. Das Hämoglobin in dieser Verbindung mit Sauerstoff wird zuweilen auch als Oxyhämoglobin bezeichnet. Das Oxyhämoglobin ist aber keine Verbindung nach festen Zahlenverhältnissen. In Wasser gelöst absorbirt 1 Grm. Hämoglobin zwischen 0 und 20° C. 1,3 Cubm. O von 0° und 760 Mm. Druck (Preyer); das trockene Hämoglobin enthält etwas weniger O als die feuchten Krystalle oder die Lösung (Hoppe). Der an das Hämoglobin gebundene Sauerstoff ist in demselben im polarisirten Zustande, und zwar als Ozon, enthalten. Das Hämoglobin hat daher die Eigenschaft, nicht nur leicht oxydirbare Körper zu ozonisiren, sondern auch das Antozon der Antozonide, z. B. des Wasserstoffsuperoxyds, in Ozon zu verkehren und dieselben dadurch zu reduciren. Kommt das Hämoglobin mit ozonhaltigen Substanzen in Berührung, so nimmt es weiteres Ozon auf, wel-

ches es dann sehr leicht an andere Körper überträgt. Das Hämoglobin spielt hier, ähnlich dem Platinschwamm, die Rolle eines Ozonträgers. Ebenso wie das Hämoglobin und die Blutkörperchen verhält sich auch das Hämatin dem Sauerstoff und Ozon gegenüber, doch besitzt es die Eigenschaft den Sauerstoff zu polarisiren in höherem Grade, ausserdem zerlegt es nicht bloss, wie letzteres, das Wasserstoffsuperoxyd in Wasser und Sauerstoff, sondern es wird dabei durch Aufnahme von Sauerstoff selbst zersetzt. Durch freies Ozon werden sowohl das Hämoglobin wie das Hämatin in ihren Lösungen verändert, indem sie zuerst ein dunkleres Roth annehmen und dann sich allmälig entfärben.

Durch fortgesetztes Auskochen seiner Lösung im Vacuum sowie durch Behandlung mit reducirenden Agentien kann das Hämoglobin vollständig seines Sauerstoffs beraubt werden. Es geht dann in das reducirte Hämoglobin über, welches bei Luftabschluss verdunstet blaurothe Krystalle bildet, bei Sauerstoffzutritt aber alsbald wieder zu Oxyhämoglobin wird. Ebenso kann das Hämoglobin durch Behandeln seiner Lösung mit Kohlenoxydgas vollständig von Sauerstoff befreit werden. Hierbei bildet das CO mit dem Hämoglobin eine Verbindung, Kohlenoxydhämoglobin, welche sich in hellrothen Krystallen ausscheidet. Das Kohlenoxydhämoglobin gibt in einer sauerstofffreien Atmosphäre selbstverständlich keine Ozonreaction. Dagegen vermag es in Berührung mit atmosphärischem O den letzteren in Ozon zu verwandeln und das Wasserstoffsuperoxyd zu zersetzen, ohne selbst O zu absorbiren. Wie durch CO, so lässt sich auch durch eine Reihe anderer Gase (NO_2, N, H) der Sauerstoff aus dem Hämoglobin verdrängen, ohne dass dieses zersetzt wird. Die CO_2 dagegen schlägt, wie wir oben schon bemerkt haben, Globulin nieder und lässt Hämatin in Lösung.

Alle hier geschilderten Veränderungen des Hämoglobins lassen sich, wie Hoppe und Stokes nachgewiesen haben, durch die spektroskopische Untersuchung desselben erkennen. Während das gewöhnliche Hämoglobin zwei im Gelb des Spektrums zwischen den Frauenhofer'schen Linien C und D liegende Absorptionsstreifen zeigt, schwinden diese bei dem Uebergang in reducirtes Hämoglobin augenblicklich, und es tritt ein einziger in der Mitte zwischen den vorigen liegender Absorptionsstreifen auf. Ebenso schwinden die beiden Streifen bei der Zersetzung des Hämoglobins durch Säuren oder Alkalien, das sich hierbei bildende Hämatin zeigt in saurer Lösung einen die Linie C zwischen Roth und Orange deckenden, in alkalischer Lösung einen zwischen C und D im Orange liegenden Streifen. Dieser tritt bei der Einwirkung reducirender Agentien auf das Hämatin wieder zu zwei breiten Streifen im Gelb auseinander. Die Absorptionsstreifen des CO-Hämoglobins stimmen mit denjenigen des normalen fast vollständig überein. Aehnlich scheint es sich mit dem durch andere Gase seines Sauerstoffs beraubten Hämoglobin zu verhalten. (Vergl. oben §. 25 und med. Physik §. 169.)

3) Die Mineralbestandtheile der Blutkörperchen konnten bis jetzt nicht vollständig von denjenigen des Plasmas getrennt werden. Aber aus dem Aschengehalt des Blutkuchens ergibt sich, dass dieselben gegenüber der Serumasche durch ihren Gehalt an Phosphorsäure und Kali sich auszeichnen; in geringerer Menge enthalten sie Kalk und Bittererde. Einige der Aschenbestandtheile sind organischen Ursprungs. So entstammt das Eisen jedenfalls dem Hämoglobin, ein Theil der Phosphorsäure dem Protagon und die nur in Spuren vorhandene Schwefelsäure den verschiedenen Eiweisskörpern.

Das Stroma der Blutkörperchen hat man früher als Substanz der Blutkörperchenhüllen bezeichnet und angenommen, dasselbe bestehe aus einem in Wasser unlöslichen Eiweisskörper. Nachdem die Annahme einer besondern Membran gefallen ist, war auch das physikalische und chemische Verhalten des Stromas mit seinem Bestehen aus einem Eiweisskörper nicht vereinbar. Namentlich die unter Schmelzungserscheinungen geschehende Lösung in warmem Wasser (§. 106 Anm.) schien mehr auf fettähnliche Substanzen hinzuweisen. Die durch L. Hermann geschehene Auffindung des Protagons, neben welchem Hoppe nicht unbeträchtliche Mengen von Cholesterin nachwies, hat dieses Verhalten erklärt. Dagegen finden sich verseifbare Fette nicht in merklicher Menge in dem Stroma vor.

Als Inhalt der Blutzellenmembranen nahm man mit Berzelius ein Gemenge des rothen Farbstoffs, des Hämatins, mit einem Eiweisskörper, dem Globulin, an. Als jedoch zuerst Reichert und Kölliker zufällig entstandene Hämoglobinkrystalle beobachtet hatten, und diese von Funke mikroskopisch, von Lehmann sogar im Grossen waren dargestellt worden, war man geneigt eine chemische Verbindung jener beiden Bestandtheile, Hämatokrystallin, Hämatoglobulin, vorauszusetzen. Diese Ansicht wurde wieder erschüttert, als Lehmann behauptete, es gelinge die Blutkrystalle vollständig von rothem Farbstoff zu befreien, und daher annahm, dieselben seien krystallisirtes Globulin, welchem das Hämatin nur mechanisch adhärire. Erst durch die Arbeiten von Hoppe, Stokes, A. Schmidt u. A. wurde dargethan, dass weder das Hämatin noch der durch Zersetzung des Hämoglobins erhaltene Eiweisskörper in demselben als solche enthalten sind. In Bezug auf das Hämatin ergab sich dies aus der optischen Untersuchung, in Bezug auf den Eiweisskörper aus dem chemischen Verhalten. Das Berzelius'sche Globulin ist nämlich von gewöhnlichem Eiweiss nicht zu unterscheiden, während, wie wir oben gesehen haben, der in dem Hämoglobin enthaltene Eiweisskörper, das eigentliche Globulin, der fibrinoplastischen Substanz, in die er sich wahrscheinlich umwandelt, am nächsten steht.

Schönbein und His haben zuerst gezeigt, dass die Blutkörperchen die Eigenschaft besitzen, gleich dem Platinmoor, Sauerstoff in Ozon zu verwandeln und Wasserstoffsuperoxyd zu zersetzen. Den Ozongehalt der Blutkörperchen bezw. des Hämoglobins selbst hat dann A. Schmidt nachgewiesen. Er zeigte, dass das gewöhnliche Jodkaliumpapier hierfür nicht empfindlich genug ist, wahrscheinlich weil das Ozon von dem Hämoglobin mit grosser Energie zurückgehalten wird. Dagegen wird Guajaktinktur durch Hämoglobin und Hämatin gebläut und Indigo im Verlauf mehrerer Tage entfärbt. Für die Oxydationsvorgänge im Blut hat, bei der nahen Beziehung der Ozonbildung zur Oxydation überhaupt (s. §. 36),

die polarisirende und ozonübertragende Kraft der Blutkörperchen jedenfalls eine wichtige Bedeutung *).

§. 109. Die Blutgase.

In 100 Raumtheilen Blut sind im Mittel etwa 45 Raumtheile Gas (bei 0° Temp. und 1 Meter Quecksilberdruck) enthalten, nämlich 30 Vol. Kohlensäure, 14 Vol. Sauerstoff und 1—2 Vol. Stickstoff. Um die Vertheilung dieser Gase an die Hauptbestandtheile des Blutes, Plasma und Blutkörperchen, zu ermitteln, würde es, da die Gase des Plasmas ausschliesslich an die Serumbestandtheile gebunden sind, genügen einerseits das Serum, anderseits die Blutkörperchen auf ihren Gasgehalt zu untersuchen. Nun stehen uns aber keine Mittel zu Gebot, die Blutkörperchen vollständig zu isoliren. Es bleibt uns daher nur übrig das Serum und das Gesammtblut hinsichtlich ihres Gasgehalts zu vergleichen, um aus den erhaltenen Resultaten den Gasgehalt der Blutkörperchen zu erschliessen.

1) Gase des Serums. Das Serum enthält O und N bloss im absorbirten Zustande, beide in so geringer Menge (1—1,8 Volumproc.), dass kaum das Serumwasser damit gesättigt ist. Dagegen beträgt die im Serum enthaltene CO_2 im Mittel ungefähr 35 Volumproc. (bei 1 M. Druck und 0°). Unter der Luftpumpe gibt das Serum seinen gesammten O und N, aber nur einen Theil seiner CO_2, nach Pflüger ungefähr 30 Vol. auf 100 Vol. Serum, her. Die übrigen 3—7 Vol. können nur auf Zusatz einer Säure erhalten werden.

Von der im luftleeren Raum frei werdenden CO_2 ist ein Theil einfach vom Wasser des Serums absorbirt, der grössere Theil ist dagegen locker chemisch gebunden, d. h. so gebunden, dass er nicht erst durch Säuren sondern schon durch Auskochen im luftleeren Raum befreit werden kann. Im Serum sind zwei Verbindungen enthalten, durch welche freie CO_2 locker chemisch gebunden wird. Die eine dieser Verbindungen ist die Soda, $NaO.\,CO_2$. Die in der Soda des Serums enthaltene CO_2 ist ohne Zweifel derjenige Theil dieses Gases, der erst durch Säuren ausgetrieben werden kann. Findet nun aber das einfach kohlensaure Natron in einer Flüssigkeit freie CO_2 vor, so bindet es ein weiteres Atom CO_2 und bildet doppeltkohlensaures Natron ($NaO.2CO_2$). Das

*) Funke, Zeitschr. f. rat. Med., n. F Bd. 1 u. 2. Lehmann, physiologische Chemie Bd. 1. His, Archiv f. pathol. Anatomie Bd. 10. Hoppe, ebend. Bd. 29 und medicinisch-chemische Untersuchungen, 1. A. Schmidt, über Ozon im Blute. Dorpat 1862, hämatologische Studien, ebend. 1865 und Arch. f. path. Anat. Bd. 29 u. 42. Vergl. a. Pokrowsky, ebend. Bd. 36. Preyer, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 140. Kühne, physiol. Chemie, 2.

zweite Atom CO_2 dieses Salzes wird schon im luftleeren Raum wieder frei. Eine zweite im Serum vorkommende Verbindung ist zweibasisch phosphorsaures Natron ($2NaOHO.PO_5$), welches, wie Fernet nachwies, gleichfalls die Eigenschaft besitzt, freie CO_2 zu binden, und zwar in verdünnteren Lösungen in so beträchtlicher Menge, dass auf je 1 Atom PO_5 2 Atome CO_2 kommen. So enthält demnach das Serum die Kohlensäure wahrscheinlich in folgenden Zuständen:

a) einfach absorbirte: sie wird beim Evacuiren mit der Luftpumpe zuerst erhalten;

b) locker chemisch gebundene (theils an $NaO.CO_2$ als 2tes Atom CO_2, theils an $2 NaO.HO.PO_5$): sie wird ebenfalls durch Auspumpen, aber langsamer erhalten;

c) fest chemisch gebundene (im $NaO.CO_2$): sie kann nur durch Säuren (Weinsäure, PO_5) ausgetrieben werden.

2) Gase des Gesammtblutes. Der Stickstoff ist, wie im Serum, so auch im Gesammtblut lediglich absorbirt. Dagegen enthält das letztere neben absorbirter und chemisch gebundener CO_2 eine grosse Menge chemisch gebundenen Sauerstoffgases.

a) Kohlensäure. Aus dem Gesammtblut kann, wie Schöffer entdeckte, eine relativ weit grössere Menge CO_2 durch blosses Auspumpen erhalten werden als aus dem Serum; Pflüger gelang es sogar sämmtliche im Blute enthaltene CO_2 durch Auskochen im luftleeren Raum vom Blute zu trennen, so dass in diesem keine Spur von durch Säuren auszutreibender CO_2 zurückblieb. Ferner hat Preyer gezeigt, dass wenn man defibrinirtes Blut zu Serum, welches im Vacuum möglichst vollständig entgast wurde, hinzusetzt, sich bei wiederholtem Auskochen unter der Luftpumpe neue CO_2 entwickelt. Aus diessn Thatsachen müssen wir den Schluss ziehen, dass die Blutkörperchen auf das Serum gleich einer schwachen Säure wirken. Welchem ihrer Bestandtheile sie diese Wirkung verdanken, ist unentschieden. Wahrscheinlich kommt dem Hämoglobin selbst die Rolle einer Säure zu, deren Wirkung durch die bei der allmäligen Zersetzung des Stromas entstehenden Fettsäuren unterstützt werden mag. Hierfür spricht namentlich der Umstand, dass höchst wahrscheinlich nicht die ganze Menge der zum Austreiben der CO_2 erforderlichen Blutkörperchensäure von Anfang an fertig in den Blutkörperchen enthalten ist, sondern dass ein Theil derselben sich erst in Folge der mit der Entgasung verbundenen Zersetzung bildet. Dass aber das Stroma und nicht das Hämoglobin an dieser Zersetzung betheiligt ist, ergibt sich aus der spektroskopischen Untersuchung des entgasten Blutes, welche kein Hämatin sondern nur reducirtes Hämoglobin erkennen lässt. Durch eine höhere Temperatur (von etwa 40° C.) wird die Zersetzung beschleunigt: aus einem auf 0° erkälteten Blute konnte auch durch lange fortgesetztes Auspumpen nicht die gesammte CO_2 erhalten werden (Pflüger). Ebenso wirkt der O des Blutes beschleunigend auf die Zersetzung.

Arterielles oder zuvor mit Luft geschütteltes venöses Blut geben daher, wie Schöffer und Preyer fanden, schneller ihre CO_2 her als das unveränderte Venenblut. Doch geht, nachdem aller O aus dem Blute entwichen ist, noch die CO_2-entwicklung im Vacuum fort; es kann also keinesfalls dem O ein directer Einfluss auf die Austreibung der CO_2 zugeschrieben werden, sondern derselbe ist wahrscheinlich nur an der Bildung einiger der Zersetzungsproducte, welche als Blutkörperchensäure wirken, betheiligt.

Der grössere Theil der Kohlensäure des Blutes ist an das Serum gebunden. Dagegen enthält dasselbe durchaus nicht, wie man früher annahm, alle oder auch nur alle chemisch gebundene CO_2. Vielmehr hat A. Schmidt durch Vergleichung des CO_2-gehalts vom Serum und Gesammtblut unter Berücksichtigung des Volumінhalts der Blutkörperchen nachgewiesen, dass jedenfalls ein Theil, unter Umständen sogar ein beträchtlicher Theil der CO_2 in den Blutkörperchen enthalten ist. Man findet nämlich, dass das Serum verhältnissmässig nur wenige Volumprocente mehr CO_2 führt als das Gesammtblut. Da nun aber im letzteren die Blutkörperchen einen beträchtlichen Theil des Volumens ausmachen, so müssen offenbar auch die Blutkörperchen CO_2 enthalten, wenn auch nicht so viel als das Serum. Dasselbe Resultat ergibt sich aus den unten zu erwähnenden Beobachtungen über die Absorption der CO_2 durch Serum und Gesammtblut. Genauere Angaben über den absoluten CO_2-gehalt der Blutkörperchen lassen sich noch nicht machen. Der Unterschied zwischen dem CO_2-gehalt des Gesammtblutes und des Serums schwankte in verschiedenen Versuchen zwischen 1,5 und 8 Volumprocenten. Die Salze, an welche die CO_2 in den Blutkörperchen gebunden ist, sind wahrscheinlich die nämlichen wie im Serum; wegen ihres höheren PO_5-gehalts wird in ihnen jedoch das $2NaO.HO.PO_5$ überwiegen.

b) Sauerstoff. Das arterielle Gesammtblut enthält durchschnittlich etwa 16,5 Volumproc. O, demnach viel mehr als das Serum; und da das letztere kaum so viel enthält, als dem Absorptionscoëfficienten seines Wassers entspricht, so müssen wir schliessen, dass der sämmtliche chemisch gebundene Sauerstoff den Blutkörperchen zukommt. Wir haben nun in §. 108 gesehen, dass das Hämoglobin eine lebhafte Verwandtschaft zum O besitzt und daher stets im Blute als O-Verbindung (Oxyhämoglobin) existirt. Dieser Hämoglobinsauerstoff ist gleich dem grössten Theil der Blutkohlensäure locker chemisch gebunden und kann daher im Vacuum gewonnen werden. Dennoch ist es bis jetzt beinahe unmöglich gewesen ihn vollständig zu erhalten, weil er im Moment, wo ihn das Hämoglobin frei lässt, eine grosse Neigung besitzt, sich mit oxydabeln Körpern zu verbinden und solche im Blute vorfindet. Namentlich tritt dies bei einer höhern Temperatur ein, wie solche zur Austreibung des O erforderlich ist. Arterielles Blut, welches sogleich nach seiner Entfernung aus dem Gefäss entgast wird, gibt daher durchweg mehr

Sauerstoff ab als solches, dem erst nach einiger Zeit die Gase entzogen werden (Pflüger). Eine Temperatur von 38—40° C. begünstigt diese festere Bindung des O. In dem Blut erstickter Thiere findet sich sogleich nach der Entleerung aus den Gefässen gar kein auspumpbarer O mehr. Fügt man zu solchem Erstickungsblut freies O-gas, so wird solches schon in wenigen Minuten fest chemisch gebunden. Das nämliche Verhalten wie das Erstickungsblut zeigt solches Blut, mit welchem man längere Zeit einen künstlichen Blutstrom durch einzelne Organe, z. B. durch die Niere, unterhalten hat. In allen diesen Fällen erscheint an der Stelle des gebundenen O ein Mehrgehalt von CO_2 in den Blutgasen (A. Schmidt). Es ergibt sich aus den angeführten Thatsachen, dass im Blute stets Substanzen vorkommen, welche das Oxyhämoglobin reduciren. Nachgewiesen sind diese Substanzen noch nicht. Offenbar müssen es aber mehrere Körper sein, theils solche die nur langsam und in erhöhter Temperatur reduciren (im gewöhnlichen Aderlassblut), theils solche die sehr schnell und energisch den O binden (im Erstickungsblut). Normaler Weise finden sich nach A. Schmidt geringe Mengen schnell reducirender Substanz auch in dem Blute der Lebervene, aus dem sie aber bei Unterbindung der Leberarterie verschwinden.

3) Gasabsorption durch das Blut. Da das Blut den grössten Theil der Kohlensäure und des Sauerstoffs in chemisch gebundenem Zustande enthält, so folgt die Absorption dieser Gase durch Blut nicht dem gewöhnlichen Dalton'schen Absorptionsgesetze, d. h. das Blut nimmt den O und die CO_2 nicht in einem dem äussern Druck proportional wachsenden Mengeverhältnisse auf, sondern fast alles Gas wird schon bei niederem Druck absorbirt. Ferner nimmt das Blut beide Gase in grösseren Quantitäten auf, als dem Absorptionscoëfficienten des Wassers entspricht. So ist der Absorptionscoëfficient des Wassers für O (bei 15° C. und 760 Mm. Druck) 0,0298, während das Blut von diesem Gase bis zu 0,2 Vol. (einschliesslich des vor dem Absorptionsversuch schon an das Hämoglobin gebundenen O) aufnimmt. Von der CO_2 absorbirt die Volumeinheit Wasser gerade 1 Vol., während das Blut im Maximum 1,5—1,6 Vol. dieses Gases enthalten kann.

Da der O nur an Bestandtheile der Blutkörperchen chemisch gebunden ist, so verhält sich ihm gegenüber das Serum wie eine einfach absorbirende Flüssigkeit, während die CO_2 sowohl von letzterem wie von den Blutkörperchen nicht nach dem Dalton'schen Gesetz aufgenommen wird. Die in dem Blut bei längerem Stehen auf Kosten des O sich entwickelnde CO_2 wird immer zunächst durch die Blutkörperchen absorbirt; durch sie kann der Gehalt derselben an CO_2 so erhöht werden, dass er demjenigen des Serums nahezu gleichkommt. Wird dagegen dem Blut von aussen ein Kohlensäurestrom zugeführt, so nimmt zunächst der CO_2-gehalt der Blutkörperchen nicht zu sondern ab, indem das Serum, während es von aussen CO_2 aufnimmt, offenbar zugleich den Blut-

körperchen solche entzieht. Erst wenn das Serum so reich an CO_2 geworden ist, dass der Quotient aus den CO_2-Gehalten des Serums und des Gesammtbluts bis auf 0,77—0,87 sich gemindert hat, nimmt dann auch der CO_2-Gehalt der Blutkörperchen und mit ihm der genannte Quotient wieder zu (A. Schmidt). Ihre chemische Erklärung haben diese Thatsachen noch nicht gefunden. Sie machen es aber begreiflich, dass auch im lebenden Blut offenbar den Blutkörperchen von dem Serum fortwährend ein Theil der in jenen entstandenen CO_2 entzogen wird, so dass der CO_2-Gehalt derselben eine gewisse Grenze nicht zu überschreiten pflegt.

Das Verhalten des Kohlenoxyd- und Stickoxydgases zum Blut ergibt sich aus dem beim Hämoglobin Gesagten. Beide Gase vertreiben den lose gebundenen Sauerstoff aus dem Blute. Das NO_2 geht durch Oxydation in Untersalpetersäure (NO_4) über. Das CO macht, indem es den O verdrängt, das Blut unfähig solchen wieder aufzunehmen. Kleinere Mengen von CO können im Blute durch den Blutsauerstoff zu CO_2 oxydirt werden (Pokrowsky). Das Stickoxydulgas (NO) wird vom Blute in reichlicher Menge, aber nur mechanisch absorbirt. Die Absorption anderer Gase ist noch nicht genauer untersucht.

Magnus stellte zuerst fest, dass CO_2 und O dem Blute gegenüber nicht dem Dalton'schen Gesetze folgen, und er schloss hieraus, dass ein Theil beider Gase nicht mechanisch absorbirt sondern chemisch gebunden sei. Lothar Meyer suchte dann das Mengeverhältniss der chemisch gebundenen zur absorbirten CO_2 zu bestimmen, indem er das Blut unter der Luftpumpe auskochte und dann den Rest der CO_2 durch Weinsäure entfernte. Ausserdem stellte er Absorptionsversuche bei verschiedenem Druck an, aus denen, unter der Voraussetzung, dass die chemisch aufgenommene CO_2 unabhängig vom Druck sei, der Absorptionscoëfficient des Blutes für CO_2 berechnet werden konnte. Die später unter Ludwig's Leitung von Setschenow, Schöffer u. A. angestellten Versuche zeigten jedoch, dass auch die chemisch gebundene CO_2 nicht völlig unabhängig vom Druck ist, sondern dass ein nicht unbeträchtlicher Theil derselben bei wiederholtem Auskochen im Vacuum aus dem Blute entweicht. Es wurde daher jetzt von der fest chemisch gebundenen CO_2, die erst durch Säuren ausgetrieben werden kann, die locker chemisch gebundene unterschieden. Da auch Lösungen von doppeltkohlensaurem Natron und phosphorsaurem Natron unter der Luftpumpe schwer ihre lose gebundene CO_2 hergeben, so vermuthete Schöffer, die gesammte von L. Meyer durch Auskochen erhaltene CO_2-Menge sei blos absorbirt gewesen. Hiernach wären von den 30 Vol. CO_2, die in 100 Raumtheilen Blut enthalten sind, etwa 4 Vol. blos absorbirt, 3 in fester chemischer Verbindung (als $NaO\,CO_2$), und die übrigen 23 Vol. locker chemisch gebunden. Die fortgesetzten Untersuchungen haben jedoch dargethan, dass es auch auf diesem Wege kaum möglich sein wird, die Mengenverhältnisse der CO_2 in ihren drei Zuständen festzustellen. Während nämlich Setschenow und Schöffer im Gesammtblute ziemlich constant $^1/_{10}$ der CO_2 nur durch Säuren auszutreiben fanden, betrug diese fest gebundene Säure im Serum fast die Hälfte der gesammten CO_2. Pflüger endlich erhielt aus Serum von arteriellem Hundeblut in zwei Fällen 33,9 und 26,8 Proc. auspumpbare, und nur 3,7 und 7,1 Proc. durch Säure (PO_5) auszutrei-

bende CO_2; das Gesammtblut aber verlor bei seinen Versuchen allmälig alle seine CO_2 im Vacuum. Offenbar legen diese Ergebnisse die Annahme sehr nahe, dass der grösste Theil der Blutkörperchensäure erst durch eine während des Evacuirens erfolgende Zersetzung entsteht, eine Zersetzung, die übrigens von derselben Art sein mag wie diejenige, welche schon normaler Weise in dem Blute stattfindet. Ferner werden wir annehmen müssen, dass die Substanzen, aus denen die Blutkörperchensäure hervorgeht, in geringerer Menge auch im Serum sich vorfinden.

Zur Erläuterung der obigen Sätze stellen wir eine Reihe ausgewählter Versuchsergebnisse in der folgenden Tabelle zusammen, die Zahlen derselben sind die in 100 Vol. Flüssigkeit enthaltenen Gasvolumina, bezogen auf 0° Temp. und 1 Met. Druck.

Art des Blutes	Gesammtmenge des Gases	Sauerstoff	Stickstoff	Kohlensäure durch Auskochen	Kohlensäure durch chemische Zersetzung	Gesammte Menge der Kohlensäure	Beobachter
Aus der Carotis des Hundes	49,49	12,43	2,83	5,62	28,61	34,23	L. Meyer
Defibrinirtes Kalbsblut	35,16	11,55	4,40	1,09	18,12	19,21	„
Aus der Carotis des Hundes	49,44	15,05	1,19	30,66	2,54	33,20	Setschenow
Menschenblut (venös)	48,20	16,41	1,20	28,27	2,32	30,59	„
Arterielles Blut vom Hunde	48,32	11,39	4,18	30,08	1,90	31,98	Schöffer
Venöses Blut vom Hunde	40,01	4,15	3,05	29,32	5,49	34,81	„
Blut vom Hunde	43,07	—	—	24,62	1,59	26,41	„
Serum dieses Blutes	35,05	—	—	10,20	23,77	33,97	„
Arterielles Blut vom Hunde	45,55	16,29	0,93	27,22	1,11	28,33	Sczelkow
Venöses Blut vom Hunde	43,43	8,22	0,95	32,16	2,10	34,26	„
Venöses Blut vom Schaafe	40,54	3,78	0,99	27,04	8,71	35,75	Preyer
Arterielles Blut vom Schaafe	42,19	11,31	2,01	24,19	4,68	28,87	„
Serum vom Hunde	—	—	—	8,02	15,68	—	„
Arterielles Blut vom Hunde	39,5	7,9	2,6	29,0	0	29,0	Pflüger
Serum	—	—	—	33,9	3,7	37,5	„
„	—	—	—	26,8	7,1	33,9	„

Ueber das Verhältniss der CO_2 des Gesammtblutes zur CO_2 des Serums gibt folgende nach A. Schmidt's Versuchen entworfene Tabelle Aufschluss. In derselben bedeutet $\frac{B}{S}$ den Quotienten aus der CO_2 des Serums in die CO_2 des Blutes.

	CO_2 in 100 Vol. Blut	CO_2 in 100 Vol. Serum	$\frac{B}{S}$
1)	30,50	31,95	0,95
2)	37,66	40,21	0,94
3)	23,69	28,07	0,84
4)	33,88	42,33	0,83

Nun ist klar, dass, wenn $\frac{B}{S} = 1$ wäre, die Blutkörperchen ebensoviel Volumprocente CO_2 wie das Serum enthalten müssten. In den Versuchen 1 und 2 nähert sich jener Quotient aber der Einheit so sehr, dass sie hier jedenfalls nicht viel weniger CO_2 führen als das Serum; in den Versuchen 3 und 4 muss mindestens immer noch ein nicht unbeträchtlicher CO_2-Gehalt der Körperchen angenommen werden.

Die Schwankungen in der relativen CO_2-Menge der Körperchen im Vergleich zu derjenigen des Serums in Folge von Kohlensäure-Absorption geben aus folgenden Versuchen hervor:

	Ursprüngliches Blut	$\frac{B}{S}$	Nach 1maliger Behandlung mit CO_2	$\frac{B}{S}$	Nach 2maliger Behandlung mit CO_2	$\frac{B}{S}$	Blut fast mit CO_2 gesättigt	$\frac{B}{S}$
CO_2 des Blutes	37,16	0,86	45,68	0,85	52,41	0,88	103,4	0,94
CO_2 des Serums	43,42		53,87		59,42		109,9	

Wie man sieht, nimmt der Quotient $\frac{B}{S}$ zuerst in Folge der CO_2-Zufuhr zu und dann wieder ab, um sich mehr und mehr der Einheit zu nähern.

Die Oxydation im Blute nach seiner Entleerung aus den Gefässen erhellt durch nachstehende, ebenfalls von A. Schmidt mitgetheilte Versuche. Dieselben beziehen sich sämmtlich auf Erstickungsblut.

	Zusatz	Gase in 100 Th.		Verschwundener O	Gewonnene CO_2
Blut der Oberschenkelvene	Ohne	CO_2	34,91	1,34	1,40
		O	0,81		
		N	1,47		
	11.7 Proc. O	CO_2	36,31		
		O	11,18		
		N	1,69		
Blut der Carotis	Ohne	CO_2	33,38	2,44	2,28
		O	0,00		
		N	1,26		
	12,18 Proc. O	CO_2	35,66		
		O	9,74		
		N	1,21		

Zur Veranschaulichung der theils allmälig von selbst theils und namentlich aber in Folge des Durchströmens der Organe geschehenden Desoxydation des Hämoglobins lassen wir endlich untenstehende Versuchsreihe folgen:

Gasgehalt in 100 Volumtheilen	Ursprüngliches Blut	Dasselbe 1,5 Stunden durch die Niere geleitet	Ursprüngl. Blut 3 Stunden bei 38° C. aufbewahrt	Ursprüngl. Blut 1,5 Stunden in der Wärme, dann 1,5 St. durch die Niere geleitet
CO_2	16,07	26,80	16,90	25,19
O	14,84	0,00	13,13	2,28
N	1,14	1,62	1,05	1,68

Man sieht aus diesen Zahlen, dass für verschwundenen O stets ein Mehrgehalt an CO_2 zum Vorschein kommt. Aber das Verhältniss zwischen dem verschwundenen O und der entstandenen CO_2 ist kein constantes: bald ist die Menge der letzteren kleiner, bald ist sie grösser als dem consumirten O entspricht. Im ersteren Fall werden wir annehmen müssen, dass ein Theil des O Bestandtheile des Blutes oxydirt hat, ohne den O dieser Bestandtheile vollständig zu CO_2 zu verbrennen. Im zweiten Fall dagegen werden wir vorauszusetzen haben, dass ausser dem zugeführten und dem an das Hämoglobin gebundenen auch noch anderer O, der in festeren Verbindungen enthalten war, aus denen er im Vacuum nicht entwich, zur Oxydation verwendet wurde. Im Ganzen erhellt aus diesen Beobachtungen, dass in den Blutkörperchen ein sehr reger chemischer Gaswechsel stattfindet, und zugleich bestätigt sich hier der in § 35 hervorgehobene Satz, dass in der thierischen Zelle Oxydations- und Reductionsprocesse neben einander herlaufen, allerdings mit bedeutendem Ueberwiegen der ersteren. So wird bei Sauerstoffzufuhr zum Blute zunächst das Hämoglobin oxydirt, sodann wird aber das Oxyhämoglobin durch andere Substanzen wieder theilweise reducirt. Da dieser Process jedenfalls mit verwickelten Umsetzungen verbunden ist, so erklärt es sich, wie bei der Zersetzung der Blutzelle Oxydations- und Reductionsproducte gleichzeitig entstehen. Das Endproduct der Oxydation ist die CO_2, Reductionsproducte sind zunächst wahrscheinlich das Protagon, das Cholesterin, die flüchtigen Fettsäuren, vielleicht auch die Säuren aus dem Hämoglobin; alle diese Körper mögen dann weiterhin unter O-Aufnahme der Verbrennung anheimfallen.

Untersuchungsmethoden. Meyer liess das Blut direct aus der Ader in das 10- bis 20fache Volum Wasser fliessen, brachte das Gefäss mit dieser Mischung mit einem luftleeren Raume in Verbindung und kochte nun so lange, als reiner Wasserdampf aus dem Blut emporstieg, das so erhaltene Gas betrachtete Meyer als freies Gas, alles andere, das er für chemisch gebunden ansah, trieb er durch Säure aus. Das nach dieser Methode ausgekochte Blut enthält aber immer noch sehr beträchtliche Mengen von Gas, die durch weiteres Auskochen im luftleeren Raum entfernt werden können. Setschenow, Schöffer, Sczelkow und Preyer arbeiteten mit einer von Ludwig construirten Quecksilberluftpumpe. In Fig. 34 ist dieselbe in einer abgeänderten und verein-

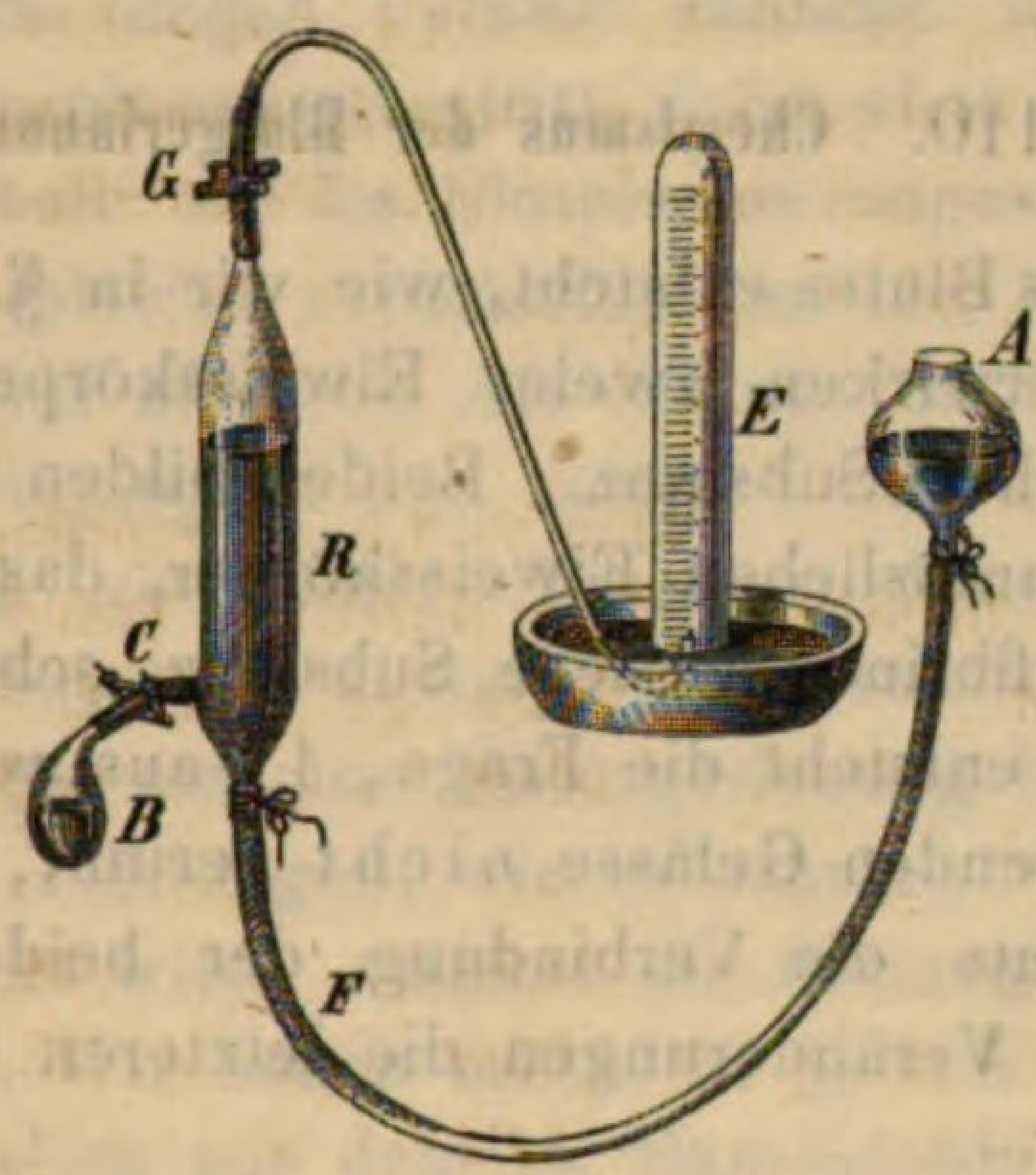


Fig. 34.

fachten Form abgebildet, welche ihr Helmholtz gegeben hat. Sie besteht im Wesentlichen aus einem Glasrohr R, dessen untere und obere verjüngte Oeffnung mit Kautschukrohren verbunden sind. Das untere sehr lange Kautschukrohr F mündet in ein Quecksilbergefäss A, das obere sehr kurze ist durch eine Klemme verschliessbar und mit einer Glasröhre verbunden, die in eine Quecksilberwanne mit dem zur Analyse der Gase bestimmten Eudiometer E mündet. Nahe dem unteren Ende befindet sich ausserdem seitlich eine ebenfalls mit kurzem verschliessbarem Kautschukrohr versehene Oeffnung C; mit dem letzteren Kautschukrohr ist das Blutreservoir B, dessen Gase analysirt werden sollen, verbunden. Vor Beginn des Versuchs wird der ganze Apparat mit Quecksilber gefüllt, das Blut in dem Gefäss B ist unmittelbar aus der Ader des lebenden Thieres unter Quecksilber aufgefangen. Hierauf wird das Gefäss A gesenkt, so dass das Quecksilber aus R abfliessen kann; steht das Niveau desselben unter der Oeffnung C, so wird die Klemme bei C geöffnet und das Blut in B auf 40—50° C. erwärmt. Hat das Blut längere Zeit gekocht, so wird wieder C geschlossen, und A in die Höhe gehoben. Ist so durch das Steigen des Quecksilbers in R das Blut ungefähr auf den normalen Barometerdruck gekommen, so öffnet man die Klemme G und treibt durch weiteres Anfüllen von R sämmtliches Gas in das Eudiometer. Ist hierauf G geschlossen, so wird R nochmals vom Quecksilber entleert, das Blut nochmals gekocht, u. s. f. Auf diese Weise wird dieselbe Blutportion so oft nach einander im luftleeren Raum gekocht, bis gar kein Gas mehr erhalten wird. Pflüger hat diesen Apparat noch wesentlich dadurch vervollkommnet, dass er zwischen dem Vacuum R und dem Blutreservoir B Trockenräume, nämlich Glasröhren, die mit schwefelsäuregetränkten Bimssteinstückchen gefüllt sind, anbrachte. Die Analyse der Gase geschieht nach der Bunsen'schen Methode*).

*) Magnus, Poggendorff's Annalen Bd. 44 und 66. L. Meyer, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 8. Setschenow, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 36, und Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 10 u. 23. Schöffer, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 41. Preyer, ebend. Sczelkow, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1864. Pflüger, med. Centralblatt, 1866. Schmidt, Sitzungsber. der sächs. Ges. d. W., 1867.

§. 110. Chemismus der Blutgerinnung.

Die Gerinnung des Blutes entsteht, wie wir in §. 107 bemerkt haben, durch das Aufeinanderwirken zweier Eiweisskörper, der fibrinogenen und der fibrinoplastischen Substanz. Beide bilden in ihrer Verbindung einen im Blutwasser unlöslichen Eiweisskörper, das Fibrin. Da nun die fibrinogene und die fibrinoplastische Substanz schon im circulirenden Blute vorkommen, so entsteht die Frage, 1) aus welchen Ursachen das Blut innerhalb der lebenden Gefässe nicht gerinnt, und 2) welche Umstände im Aderlassblute die Verbindung der beiden Fibringeneratoren bewirken, und welche Veränderungen die letzteren bei ihrem Uebergang in Fibrin erfahren.

Die Nichtgerinnung des circulirenden Blutes ist, wie Brücke gezeigt hat, durch den Einfluss der lebenden Gefässwand bedingt. Alle Momente, welche ausserdem auf das circulirende Blut einwirken, Bewegung, Friction und erhöhte Temperatur, begünstigen im Aderlassblut die Gerinnung. Die Gefässwand verliert ihren Einfluss einige Zeit nach dem Tode, in den todten Gefässen trifft man daher das Blut im geronnenen Zustand. Bringt man einen fremden Körper in ein lebendes Blutgefäss, so beschlägt sich derselbe an seiner Oberfläche mit einer Fibrinschichte. Aehnlich der Innenwand der Blutgefässe wirkt die Innenwand der Lymphgefässe und der serösen Häute, ebenso verzögert die Berührung mit einer schon ausgeschiedenen Fibrinschichte die Gerinnung in einer fibrinogenhaltigen Flüssigkeit (Lister).

Welche Ursachen der gerinnungshemmenden Wirkung der lebenden Gefässwand zu Grunde liegen, ist nicht sicher ermittelt. Vorerst gibt uns nur die eine Thatsache einen Anhaltspunkt, dass die lebende Gefässwand den einen der Fibringeneratoren, das Fibrinogen, ebensowohl erzeugen wie wiederum vernichten zu können scheint. Bringt man nämlich in ein von Blut entleertes aber noch pulsirendes Schildkrötenherz defibrinirtes Blut, so entsteht in dem letzteren, wenn es nach kurzer Zeit aus dem Herzen entleert wird, eine sehr rapide Fibringerinnung; lässt man aber das Blut längere Zeit in dem Herzen verweilen, so zeigt es eine langsamer eintretende Gerinnung. (Bernard, A. Schmidt.) Wahrscheinlich sind es vorzugsweise die contractilen Elemente der Gefässwand, welchen diese Erzeugung und Consumtion des Fibrinogen zukommt. Es liegt nahe hier an das in dem Muskelplasma ähnlich dem Fibrin durch Gerinnung entstehende Myosin zu denken (§. 160 u. 161). Die Myosingerinnung wird, wie wir sehen werden, durch die Contraction des Muskels beschleunigt, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass auch im lebenden Muskel während jeder Contraction schwache Myosingerinnungen entstehen. Ist nun, wofür Manches spricht, die der Myosingerinnung zu Grunde liegende Substanz mit dem Fibrinogen identisch, so wäre er-

klärlich, wie in dem obigen Versuch zunächst aus dem Muskelplasma Fibrinogen in das Blutplasma übertritt, dann aber in Folge wiederholter Contractionen ein Theil des im Blutplasma angesammelten Fibrinogens wieder in das Muskelplasma zurücktritt, um hier durch die Arbeit consumirt zu werden. Auf ähnliche Art könnte man sich normaler Weise die Bewegung des Fibrinogens und seinen Verbrauch innerhalb der contractilen Gefässwände vorstellen. Vermöge dieses Verbrauchs würde sich die fibrinogene Substanz niemals in hinreichend grosser Menge im Blute anhäufen können, um eine Fibringerinnung hervorzurufen.

Während so das Fibrinogen, wie es scheint, von den Gefässwänden erzeugt und verbraucht wird, stammt die fibrinoplastische Substanz aus den Blutkörperchen. Wir haben schon in §. 108 hervorgehoben, dass sie höchst wahrscheinlich aus dem im Hämoglobin als Paarling vorhandenen Eiweisskörper hervorgeht. Die fibrinoplastische Substanz kann sich, wenn nur jeweils das Fibrinogen zerstört wird, in grösserer Menge im Plasma anhäufen, ohne Gerinnung hervorzurufen; in der That findet sich stets ein Ueberschuss fibrinoplastischer Substanz im Blute, indem nach der Fibringerinnung immer noch nachweisbare Mengen derselben vorhanden sind, während das Fibrinogen völlig verschwunden ist. Trotzdem scheint es, dass auch auf die fibrinoplastische Substanz im lebenden Blute Einwirkungen stattfinden, welche die übermässige Anhäufung derselben verhindern. Diese Einwirkungen gehen aber wahrscheinlich nicht von der Gefässwand sondern von den Blutkörperchen aus. A. Schmidt hat nämlich gezeigt, dass Ozonisirung des Plasmas die Fibringerinnung verhindere, indem die fibrinoplastische Substanz sofort durch das Ozon umgewandelt wird. Ebenso soll auch das Fibrinogen durch Ozon verändert und gerinnungsunfähig gemacht werden. Da nun die Blutkörper ozonhaltig sind und im lebenden Blute fortwährend vom neuem Ozon erzeugen und wieder abgeben, so liegt es nahe anzunehmen, dass sie eine der künstlichen Ozonisirung gleichende Wirkung äussern. Wir müssten uns unter dieser Voraussetzung vorstellen, dass im lebenden Blute das Globulin, ehe es in das Plasma diffundirt, in einen andern nicht mehr fibrinoplastisch wirkenden Eiweisskörper (vielleicht Natronalbuminat) umgewandelt wird, während im todten Blute, das nach kurzer Zeit seine ozonisirene Wirkung theilweise einbüssen mag, die fibrinoplastische Substanz in grössarer Menge unverändert in das Blutplasma übertreten wird.

Die Thatsache, dass in dem in den lebenden Gefässen enthaltenen Blute die Gefässwand die Gerinnung verhindert, die schon von A. Cooper vermuthet worden war, hat Brücke durch eine Reihe von Versuchen bewiesen. Er setzte Blut bei einer Temperatur von nahezu 0° (durch welche die Gerinnung verzögert wurde) 15 Minuten lang der atmosphärischen Luft aus, füllte es dann in das Herz oder Gefäss eines eben getödteten Thieres zurück und hing dieses in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum auf. Das Blut blieb auf diese Weise bei

warmblütigen Thieren mehrere Stunden, bei Kaltblütern mehrere Tage lang flüssig. Wurde während dieser Zeit ein Tropfen Blut aus dem Gefäss entfernt, so gerann er sogleich. Wurde Quecksilber, Luft oder ein anderer fremder Körper in das Gefäss gebracht, so gerann das Blut nur in der Umgebung dieses Körpers. Auch das Aderlassblut gerinnt immer von der Wand des Aderlassbeckens aus. Dass nur die innere Gefässhaut jene gerinnungshemmende Wirkung ausübt, beweist der Umstand, dass im lebenden Körper das Blut in unterbundenen Gefässen von der Ligaturstelle an, wo die innere Gefässhaut zerrissen ist, gerinnt.

Gleichzeitig mit Brücke hat Richardson eine vollkommen abweichende Hypothese über die Ursache der Faserstoffgerinnung aufgestellt. Er beobachtete, dass das normale Blut Ammoniak enthält, welches bei Berührung mit Luft aus demselben entweicht. Hieraus und aus der Thatsache, dass die Alkalien die Gerinnbarkeit des Faserstoffs aufheben, glaubte er folgern zu dürfen, dass die Gerinnung durch das Entweichen des Ammoniaks aus dem Blute bedingt sei. Gegen diese Hypothese spricht schon, dass das Ammoniak, selbst nach Richardson, in so geringen Spuren im Blute vorkommt, wie sie schwerlich zur Verhinderung der Gerinnung hinreichen dürften. Direct wurde aber die Hypothese Richardson's durch Versuche von Lister widerlegt, welche die Schlussfolgerungen Brücke's bestätigen. Lister legte eine Vene bloss und liess sie mehrere Stunden mit Luft in Berührung: das Blut in der Vene färbte sich durch Sauerstoffaufnahme hellroth, gerann aber nicht. Er benetzte eine Vene, in welcher er den Blutstrom unterbrochen hatte, mit Ammoniakflüssigkeit: die Gerinnung trat dennoch ein. In der Leiche erhält sich nach seiner Beobachtung das Blut in den kleineren Gefässen länger flüssig als in den grösseren, was sich nur auf den Einfluss der Gefässwandung beziehen lässt. Ein weiterer Beweisgrund gegen die Hypothese Richardson's ist in den von Thiry über den Zustand des im Blute enthaltenen Ammoniaks angestellten Beobachtungen gelegen. Thiry fand nämlich, dass das Ammoniak des Blutes erst bei einer Temperatur von etwa 50° C. sich verflüchtigt und dann mittelst empfindlicher Reagentien (z. B. mit Hämatoxylinpapier) in der Luft nachgewiesen werden kann. Daraus geht hervor, dass das Ammoniak weder im freien Zustand, noch in leicht sich verflüchtigenden Salzen (z. B. als kohlensaures oder essigsaures Ammoniak) im Blut enthalten sein kann. Dagegen verhält sich dem Blut in dieser Beziehung ähnlich eine Lösung von milchsaurem Ammoniak, und Thiry vermuthet daher, dass dieses Ammoniaksalz im Blute vorkomme*).

Während durch Brücke's Untersuchungen der Nachweis geliefert war, dass die lebende Gefässwand die Gerinnung verhindere, war andererseits gegen die früher gangbare Ansicht, nach der das Fibrin lediglich die geronnene Modification eines im Plasma gelösten Eiweisskörpers sein sollte, schon früher Zweifel erhoben. Virchow hatte bereits von dem Fibrin den im Plasma präformirten Körper als fibrinogene Substanz unterschieden und darauf hingewiesen, dass letztere offenbar keineswegs von constanter Beschaffenheit sei, da nicht nur verschiedene fibrinhaltige Flüssigkeiten in sehr verschiedener Zeit gerinnnen, sondern da auch

*) Brücke, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 12. Richardson, journal de physiologie, Bd. I. Lister, proceedings of the royal society 1863 und Archiv f. wissenschaftl. Heilk. Bd. 4. Thiry, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 17.

aus einer und derselben Flüssigkeit successiv mehrere Fibringerinnungen sich ausscheiden können. In ein neues Stadium ist aber die Theorie der Faserstoffgerinnung durch A. Schmidt's Entdeckung der zwei Fibringeneratoren getreten. Abgesehen von dem durch die chemische Trennung dieser Substanzen (§. 107) gelieferten Nachweis erschloss Schmidt die Betheiligung beider an der Faserstoffgerinnung hauptsächlich aus folgenden Thatsachen: 1) Zusatz defibrinirten Blutes zum Plasma beschleunigt die Ausscheidung des Faserstoffs, ja sie erzeugt sogar in serösen Transsudaten, aus denen sonst gar kein Faserstoff sich ausscheidet, Gerinnung; im geringeren Grad hat der Zusatz blutkörperchenfreien Serums dieselbe Wirkung. 2) Löst man die durch CO_2 gefällten Fibringeneratoren beide in O-haltigem Wasser auf, so bewirkt Zusatz der gelösten fibrinoplastischen Substanz zur Fibrinogenlösung augenblicklich eine Fibrinfällung; ebenso entsteht eine solche, wenn man die erstere Lösung in noch ungeronnenes Plasma oder in ein fibrinogenhaltiges Transsudat giesst, wogegen im Blutserum ein Zusatz von Fibrinogen eine nochmalige Faserstofffällung hervorbringt. Hieraus folgt, dass 1) die fibrinoplastische Substanz vorzugsweise in den Blutkörperchen, in geringerer Menge im Plasma vorkommt, 2) Fibrinogen nur im Plasma sich findet, nach der Faserstoffgerinnung aber vollständig ausgeschieden ist, während ein Ueberschuss fibrinoplastischer Substanz im Serum gelöst bleibt. Da die ins Plasma übergetretene fibrinoplastische Substanz offenbar nur durch Diffusion aus den Blutkörperchen in dasselbe gelangt, so dürfen wir schliessen, dass jene Substanz aus dem Globulin hervorgehe. Von dem Fibrinogen nahm Schmidt ursprünglich an, dass es gleichfalls aus dem Globulin, durch weitere Umwandlung der ins Plasma übergetretenen fibrinoplastischen Substanz entstehe. Offenbar kann jedoch die Aehnlichkeit des chemischen Verhaltens, der einzige Grund dieser Annahme, hier nicht entscheiden. Dagegen weist die oben angeführte Entstehung des Fibrinogens in Serum, das mit der lebenden Gefässwand in Berührung ist, auf die letztere als Ursprungsstätte hin. Wenn diese Feststellungen über die Entstehung der Fibringeneratoren als ziemlich gesichert betrachtet werden dürfen, so ist dagegen die oben gegebene Erklärung der verhinderten Gerinnung im circulirenden Blute noch als Hypothese anzusehen *).

§. 111. Das Gesammtblut.

Die Zusammensetzung des Gesammtblutes hängt ab: 1) von dem quantitativen Verhältniss der Blutkörperchen zu dem Plasma, und 2) von der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung eines jeden dieser Hauptbestandtheile des Blutes.

1) Die Bestimmung des Gewichtsverhältnisses der Blutkörperchen zu dem Blutplasma hat ungewöhnlich grosse Schwierigkeiten, theils weil der aus dem Plasma gerinnende Faserstoff sich mit den Blutkörperchen zu dem Blutkuchen vereinigt, theils weil auch die

*) Virchow, ges. Abhandlungen. A. Schmidt, Archiv f. Anatomie und Physiolog. 1861 u. 62 und hämatologische Studien, Dorpat 1865. Kühne, physiol. Chemie, 2.

übrigen Plasmabestandtheile, das Serum, diesen Blutkuchen innig durchtränken. Meistens begnügte man sich daher mit der Bestimmung der festen Bestandtheile der Blutkörperchen und vernachlässigte deren Wassergehalt (Becquerel und Rodier, Scherer). Erst C. Schmidt versuchte, aber nach allzu unsicheren Methoden, das Gewicht der feuchten Blutkörperchen in einer gegebenen Quantität Blut festzustellen. Eine einwurfsfreie Methode für diesen Zweck ist dann von F. Hoppe angegeben worden. Sie besteht darin, dass man möglichst die Gerinnung des Faserstoffs verzögert, so dass vor Eintritt derselben die Blutkörperchen sich senken. Man schöpft nun von dem klaren Plasma ab und bestimmt den Faserstoffgehalt desselben; hierauf wird auch der Faserstoffgehalt des Blutkuchens ermittelt. Da aber der Faserstoff nur dem Plasma angehört und aus der getrennten Analyse des Plasmas die einer bestimmten Faserstoffmenge entsprechende Plasmamenge bekannt ist, so ergibt sich hieraus unmittelbar der Plasmagehalt des Blutkuchens. Zieht man nun von dem Gewicht des Blutkuchens das Gewicht des in ihm enthaltenen Plasmas ab, so bleibt das Gewicht der Blutzellen übrig. Die einzige Schwierigkeit dieser Methode liegt darin, dass wir noch kein hinreichend sicheres Mittel besitzen, um die Gerinnung des Faserstoffs längere Zeit zu verzögern. Sie hat desshalb auch bis jetzt nur zur Analyse des durch seine langsame Gerinnung sich auszeichnenden Pferdebluts angewandt werden können. In 100 Gewichtstheilen Pferdeblut wurden so im Mittel aus sechs Analysen gefunden: 35,4 Blutkörperchen und 64,6 Plasma*).

Bei der Schwierigkeit der chemischen Trennung hat man versucht, physikalische Methoden zur Bestimmung der Blutkörperchenquantität einzuschlagen. Um den relativen Gehalt verschiedener Blutsorten an Blutkörperchen festzustellen, befolgte Vierordt zuerst die später von Welker vervollkommnete Methode der Zählung der in einem genau abgemessenen Blutvolum enthaltenen Blutkörperchen. Es ergab sich, dass 1 Cubikmillimeter Venenblut beim Manne im Mittel 5,000,000, beim Weibe 4,500,000 Blutkörperchen führt. Um eine raschere Bestimmung des Blutkörperchengehalts im einzelnen Fall möglich zu machen, führte dann Welker die Methode der Blutfarbenschätzung ein. Bei ihr wird ein bestimmtes Blut, dessen Blutkörperchen gezählt sind, zum Vergleichungsmassstabe genommen, indem man eine gewisse Quantität desselben mit einem gemessenen Volum einer farblosen Flüssigkeit verdünnt und hierauf von derselben Flüssigkeit zu einer gleich grossen Quantität der zu untersuchenden Blutprobe so lange hinzusetzt, bis sie die Farbe der ersten Mischung angenommen hat; es stehen dann die Mengen der Blutkörperchen im selben Verhältniss wie die Mengen der zugesetzten Flüssigkeit.

*) Hoppe, Virchow's Archiv Bd. 12. Sacharjin, ebend. Bd. 18.

Um die Lymphkörperchen des Blutes quantitativ zu bestimmen, ist die Zählung die einzige Methode. Man ermittelt dabei gewöhnlich das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Blutkörperchen. Auf ungefähr 300 rothe Blutkörperchen kommt durchschnittlich nur 1 Lymphkörperchen. Doch schwankt dieses Verhältniss beträchtlich nach der Individualität und nach vorangegangener Nahrungsaufnahme.

Hinsichtlich der gebräuchlichen Methoden der Blutanalyse müssen wir auf die Handbücher der Chemie verweisen. C. Schmidt befolgte im Ganzen die gewöhnlichen Methoden und bestimmte hiernach das Gewicht der trockenen Blutkörperchen; er suchte aber ausserdem ein constantes Verhältniss festzustellen, in welchem dieses zum Gewicht der feuchten Blutkörperchen stehe. Es geschah dies theils durch mikrometrische Messung der Volumabnahme des einzelnen Blutkörperchens beim Eintrocknen, theils durch Vergleichung der im Blutkuchen und im Serum enthaltenen Mineralstoffe, unter der Voraussetzung, dass einige derselben (insbesondere das Chlornatrium) nur dem Plasma, andere nur den Blutkörperchen zugehören. Die letztere Berechnung gründet sich genau auf das nämliche Princip wie die Hoppe'sche Methode der Blutanalyse, aber sie unterscheidet sich von dieser dadurch wesentlich zu ihrem Nachtheil, dass der Faserstoff mit Sicherheit als ein ausschliesslicher Bestandtheil des Plasmas betrachtet werden darf, während die nämliche Voraussetzung in Bezug auf das Chlornatrium vollkommen willkürlich ist, da sie sich allein auf die Thatsache stützt, dass man im Serum mehr Chlornatrium zu finden pflegt, als im Blutkuchen. Immerhin behauptete Schmidt, das Gewicht der feuchten Blutkörperchen werde annähernd richtig gefunden, wenn man das nach Becquerel und Rodier oder Scherer gefundene Gewicht der trockenen Blutkörperchen mit 4 multiplicire. Schmidt und Lehmann fanden auf diese Weise Zahlen die für die Blutkörperchen entschieden zu hohe Werthe ergaben, nämlich im menschlichen Blut 39—51 Proc. (Schmidt), im Pferdeblut 33—75 Proc. (Lehmann). Eine eigenthümliche Methode zur directen Bestimmung der feuchten Blutkörperchen hat J. Müller zuerst beim Froschblut eingeschlagen. Figuier und Dumas übertrugen dann dieselbe auch auf anderes Blut. Müller filtrirte nämlich das Blut, nachdem es zuvor durch Quirlen vom Faserstoff befreit und mit Zuckerwasser versetzt war. Figuier und Dumas wendeten zum selben Zweck einen Ueberschuss concentrirter Glaubersalzlösung an: die Blutkörperchen bleiben auf dem Filter zurück, und das reine Serum fliesst ab. Da aber dabei immer zugleich die Blutkörperchen verändert werden, namentlich in Bezug auf ihren Wassergehalt durch endosmotischen Austausch mit der Zucker- oder Salzlösung, so kann natürlich diese Methode auf Genauigkeit keinen Anspruch machen *).

Die Zählungsmethode von Vierordt und Welker besteht darin, dass ein genau gemessenes kleines Blutvolum mit einer ebenfalls genau gemessenen Menge einer die Blutkörperchen nicht verändernden Flüssigkeit (Gummilösung) vermengt, dann von dieser Mischung in einer Capillarröhre eine kleine Quantität abgemessen und auf dem Objectglas des Mikroskops zur Zählung ausgebreitet wird. Die Farbenschätzungsmethode bestimmt streng genommen nur den

*) C. Schmidt, Charakteristik der Cholera. Mitau 1850. Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 2. v. Gorup-Besanez, physiolog. Chemie.

relativen Gehalt an Blutfarbstoff. Aber die Annahme ist nicht unwahrscheinlich, dass im Blute eines und desselben Thieres der Gehalt an Blutfarbstoff in einem constanten Verhältniss zu dem Gehalt an Blutkörperchen stehe. Neuerdings hat Welker für die Richtigkeit dieser Annahme sogar directe Beweisgründe beigebracht, indem er fand, dass gleiche Volumina Blutkörperchensubstanz bei sehr verschiedenen Thieren nahezu die gleiche Färbekraft besitzen. Ein merklicher Unterschied findet sich nur zwischen den sehr kleinen Blutkörperchen der Säugethiere und Vögel und den beträchtlich grossen der niederen Wirbelthiere, indem jene immer ein bedeutenderes Färbungsvermögen als diese letzteren besitzen. Zur raschen Ausführung seiner Methode verfertigte Welker eine Blutfleckenscala, indem er Blut, dessen Blutkörperchengehalt durch Zählung ermittelt war, mit verschiedenen, immer genau gemessenen Mengen Wassers verdünnte und gleich grosse Proben davon auf gleich grosse Papierflächen auftrug Mit diesen Proben wird dann ein von dem zu bestimmenden Blut, das man ebenfalls zuvor mit einem gemessenen Volum Wasser (2 Theile auf 1 Theil Blut) verdünnt hat, in gleicher Weise herzustellender Flecken verglichen. Welker hat, nachdem schon früher Vierordt und Harting ähnliche Versuche gemacht hatten, die Zählungsmethode noch zur Bestimmung des absoluten Volums oder Gewichts der Blutkörperchen angewendet. Er ermittelte zunächst durch Zählung die Blutkörperchenzahl und suchte dann durch sorgfältige Messungen das Volumen eines Blutkörperchens zu bestimmen Das Volum des einzelnen Blutkörperchens mit der Blutkörperchenzahl multiplicirt gibt natürlich das Gesammtvolum der Blutkörperchen, und dieses wieder mit dem specifischen Gewicht multiplicirt gibt deren Gesammtgewicht. W. berechnete das Volum des einzelnen Blutkörperchens als Cylinder und suchte dann den wegen der centralen Aushöhlung enstehenden Fehler mit Zuhülfenahme eines Blutkörperchenmodells von der 5000fachen Grösse auszugleichen, indem er das Gewicht des letztern zuerst als Cylinder und dann nach Herstellung einer derjenigen des Blutkörperchens entsprechenden centralen Depression bestimmte. Es ergab sich so das Volum eines Blutkörperchens = 0,0000000732 Cubik-Millim., die Oberfläche desselben = 0,0001294 □ Millim. Da 1 Cub.-Mm. Blut 5 Millionen Körperchen enthält, so kommt diesen zusammen ein Volum von 0,36 Cub.-Mm zu. Das spec. Gewicht der Blutkörperchen ist nach Welker = 1,105, setzt man dasjenige des Gesammtblutes im Mittel = 0,055, so ergibt sich, dass in 100 Gewichtstheilen Blut 33,9 Gewichtstheile Blutkörperchen enthalten sind, ein Resultat, was mit den Mittelzahlen von Hoppe und Sacharjin über den Blutkörperchengehalt des Pferdeblutes in der That sehr nahe übereinstimmt. Trotzdem muss diese Methode als eine unzuverlässige bezeichnet werden, da die bei der Volumbestimmung des einzelnen Blutkörperchens begangenen kleinen Fehler, die nicht zu vermeiden sind, beim Schlussresultat enorm vervielfältigt zum Vorschein kommen *).

Das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Körperchen des Blutes gibt Moleschott im Mittel aus vielen Bestimmungen = 1:335, die Angaben anderer Beobachter schwanken zwischen 1:157 und 1:1761. Bei Knaben soll die relative Zahl der Lymphkörperchen am grössten sein und mit dem Alter

*) Vierordt, Archiv für physiolog. Heilkunde, Bd. 11. Welker, Archiv des Ver. f. gem. Arb. Bd. 1, Prager Vierteljahrsschrift Bd. 4 u. Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 20.

allmälig abnehmen; bei Männern soll sie grösser sein als bei Frauen, doch steigt dieselbe zur Zeit der Schwangerschaft und Menstruation. Im nüchternen Zustand ist sie beträchtlich kleiner als nach geschehener Nahrungsaufnahme, namentlich nimmt sie nach eiweissreicher Nahrung zu. Dies ändert sich jedoch bei längerer Nahrungsentziehung. So fand Pury nach einer dreiwöchentlichen Hungerkur die relative Zahl der Lymphkörperchen vergrössert. Eine enorme Vermehrung der Lymphkörperchen beobachtet man, wie Virchow zuerst nachgewiesen hat, in einer nach diesem Symptom benannten Krankheit (Leukämie). Das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Körperchen fand sich hier in extremen Fällen bis auf 1:3 gesteigert *).

2) Die Vertheilung der chemischen Blutbestandtheile an die Blutkörperchen und das Plasma ergibt sich aus den oben (§. 107 u. 108) berichteten Ergebnissen der gesonderten Analyse beider. Der einzige Bestandtheil, von dem sicher nachgewiesen ist, dass er bloss den Blutkörperchen zukommt, ist hiernach das Hämoglobin. Dagegen sind die Bestandtheile des Stromas (fibrinoplastische Substanz, Protagon, Cholesterin) in geringen Mengen auch im Plasma enthalten. Als ausschliessliche Bestandtheile des letzteren finden sich Fibrinogen, Natronalbuminat und gelöstes Albumin, ebenso enthält dasselbe wahrscheinlich die sämmtlichen sogenannten Extractivstoffe, mit Einschluss des Zuckers, Harnstoffs, Kreatins u. s. w. Von allen übrigen Bestandtheilen lässt sich höchstens angeben, ob sie in den Zellen oder in dem Plasma in grösserer Menge enthalten sind. Fette führen vermuthlich beide, doch sind dieselben in zu geringen Quantitäten im Blut, um eine quantitative Bestimmung ihres Mengenverhältnisses zuzulassen. Rücksichtlich der Gase wurde schon in §. 109 erwähnt, dass das Plasma vorwiegend die Kohlensäure enthält, während an die Zellen der grösste Theil des Sauerstoffs gebunden ist; und zwar führen die Zellen den sämmtlichen chemisch gebundenen Sauerstoff, das Plasma den grössten Theil der chemisch gebundenen Kohlensäure, einfach diffundirt kommen beide Gase in Zellen und Plasma vor. Die Mineralbestandtheile sind so vertheilt, dass in den Blutkörperchen die phosphorsauren Alkalien und Kalisalze, in dem Plasma die chlor- und schwefelsauren Alkalien sowie die Natronsalze überwiegen, die Angaben über die quantitative Vertheilung dieser Stoffe sind aber noch ziemlich unsicher.

Wir theilen zunächst eine von Hoppe nach seiner Methode angestellte Analyse mit.

*) Moleschott, Wiener med. Wochenschr., 1854. Moleschott und Marfels, Untersuchungen zur Naturlehre d. Menschen, Bd. 1. Hirt, Müllers Archiv 1856. de Pury, Archiv für pathologische Anatomie, Bd. 8. Welker, a. a. O.

In 100 Theilen Blut sind enthalten:

32,62 Blutkörperchen		67,38 Plasma.	
In 100 Theilen Blutkörperchen:		In 100 Theilen Plasma:	
Wasser . .	56,50	Wassser . . .	90,84
Feste Stoffe	43,50	Feste Stoffe . .	9,16
		Faserstoff . . .	1,01
		Albumin . . .	7,76
		Fette	0,12
		Extracte . . .	0,40
		Lösliche Salze .	0,64
		Unlösl. Salze .	0,17

Mehr ins Einzelne gehen die nach seiner weniger sichern Methode angestellten Analysen von C. Schmidt. Er fand im Blute eines 30jährigen Weibes in 100 Theilen:

39,62 Blutkörperchen		60,37 Plasma.	
Wasser	27,52	Wasser	55,19
Feste Stoffe . . .	12,36	Feste Stoffe . , .	5,17
Hämatin . . .	0,69	Fibrin	0,19
Globulin . . .	11,31	Albumin	4,47
Salze	0,35	Salze	0,50
Schwefelsaures Kali	0,006	Schwefelsaures Kali	0,013
Chlorkalium . . .	0,135	Chlorkalium . . .	0,027
Phosphorsaures Kali	0,083	Chlornatrium . . .	0,341
Kali	0,034	Phosphors. Natron .	0,026
Natron	0,087	Natron	0,064
Phosphors. Kalkerde } „ Bittererde }	0,008	Phosphors. Kalkerde } „ Bittererde }	0,033

In dieser Analyse müssen namentlich die Angaben über die Vertheilung der Mineralbestandtheile noch als zweifelhaft bezeichnet werden. Sacharjin hat, unter Zugrundelegung von Hoppe's Methode, nachgewiesen, dass im Pferdeblut der ganze Natrongehalt dem Plasma zugehört *).

Ueber das Verhältniss der CO_2-Menge des Plasmas zu derjenigen der Blutkörperchen liegen ausser den in §. 109 erwähnten Versuchen von A. Schmidt einige frühere Beobachtungen von Schöffer vor. Nach den letzteren würden bei einem durchschnittlichen Gehalt von 26 Volumproc. CO_2 im Gesammtblut etwa 20 auf das Plasma und 6 auf die Zellen kommen. Nach A. Schmidt's Beobachtungen ist der relative CO_2-Gehalt der Blutkörperchen im Allgemeinen viel bedeutender, zugleich aber sehr schwankend, so dass er in einzelnen Fällen fast dem CO_2-Gehalt des Plasmas gleichkommt, in andern sich beträchtlich von demselben entfernt.

C. Schmidt hat aus seinen Vergleichsanalysen der Zellen und des Plasmas den Schluss gezogen, dass jene in ihrer Zusammensetzung den Geweben analog sind, während dieses den Excreten gleicht. Diese wichtige Bemerkung, die namentlich für die Vertheilung der Mineralbestandtheile gilt, empfängt noch eine

*) C. Schmidt, Charakteristik der Cholera. Sacharjin, Virchow's Archiv Bd. 21.

weitere Stütze in dem Umstande, dass die Zellen, dem alkalischen Plasma gegenüber, eine schwache Säure enthalten (§. 109). Alle diejenigen Excrete nämlich, die sich mit Wahrscheinlichkeit als unmittelbare Transsudate aus dem Blutplasma betrachten lassen, zeigen eine alkalische Reaction, während der Saft solcher Gewebe, die, wie die Muskeln, einen bedeutenden Verbrauch der Blutzellenbestandtheile erfordern, wenigstens bei erhöhter Function leicht eine saure Reaction annimmt.

§. 112. Blutmenge.

Um die Menge des im ganzen Körper enthaltenen Blutes zu ermitteln, hat man verschiedene Methoden eingeschlagen. Ed. Weber und Lehmann bestimmten bei Hingerichteten zuerst die Menge des von selbst ausfliessenden Blutes und suchten dann durch Ausspritzen der Gefässe mit Wasser die Menge des im Körper zurückgebliebenen Blutes aus dem festen Rückstand der erhaltenen Waschflüssigkeit zu schätzen. Sie fanden so die Blutmenge = $^1/_8$ des Körpergewichts. Valentin entzog einem Thiere Blut und bestimmte die Procentmenge der festen Bestandtheile. Hierauf injicirte er eine abgemessene Quantität Wasser in eine Vene, entzog nach einigen Minuten, in der Erwartung, dass eine gleichmässige Mischung eingetreten sei, wieder Blut, um nochmals die Procentmenge an festen Bestandtheilen zu bestimmen. Die Abnahme der letzteren verglichen mit der injicirten Wasserquantität ergab die Blutmenge des Thieres, die Valentin hiernach zu $^1/_5$ des Körpergewichts annahm. Welker gründete seine Methode auf die Farbenschätzung. Er nimmt eine abgemessene Quantität von dem Blut, dessen Gesammtmenge zu bestimmen ist, und verdünnt sie mit Wasser. Hierauf stellt er durch Ausspritzen der Gefässe und Auspressen der zerhackten Gewebe eine Lösung des gesammten Körperbluts her, die er so lang mit Wasser verdünnt, bis ihre Farbe der ersten Blutprobe gleichkommt. Dann vergleicht er das Volum der Gesammtblutlösung mit dem Volum der Probelösung. Um so viel jene grösser als diese ist, um so viel grösser ist die gesammte Blutmenge als die für die Probelösung abgemessene Blutquantität. Welker und Bischoff fanden auf diesem Weg die Blutmenge des erwachsenen Menschen zu $^1/_{13}$ bis $^1/_{14}$ seines Körpergewichts.

Da sich nach Weber und Lehmann niemals alles Blut aus den Gefässen entfernen lässt, so wäre zu erwarten, dass hierbei die Blutmenge kleiner als nach der Welker'schen Methode gefunden würde. Die trotzdem erhaltene grössere Zahl erklärt sich vielleicht daraus, dass das Wasser anderseits einen Theil der Gewebsflüssigkeiten auswäscht. Die Methode Valentin's leidet an verschiedenen Uebelständen, durch die sie wahrscheinlich zu hohe Zahlen ergibt. Namentlich kommt dabei der rasche Wasseraustritt in die Gewebe und durch die Secretionsorgane, sowie die Unmöglichkeit, dass das Wasser gleichmässig mit dem Blute sich mischt, in Betracht. Die sichersten Resultate, obgleich ebenfalls wohl nur Annäherungswerthe, gibt ohne Zweifel die Methode Welker's. Die einzigen

Fehler entstehen bei ihr noch dadurch, dass das Blut verschiedener Gefässe nicht gleiche Färbekraft besitzt, und dass Farbstoffe der Gewebe mit in die ausgepresste Flüssigkeit übergehen und dadurch die Blutmenge etwas zu hoch erscheinen lassen. Den ersten Fehler hat Heidenhain verringert, indem er die Blutprobe aus arteriellem und venösem Blut, die sich am meisten unterscheiden, da das venöse Blut weit grössere färbende Kraft besitzt als das arterielle, mischte. Die von Welker und Heidenhain nach dieser Methode bei verschiedenen Thieren ausgeführten Bestimmungen ergaben bei Mäusen $^1/_{12}$—$^1/_{13}$, Hunden $^1/_{13}$, Katzen $^1/_{15}$, Kaninchen $^1/_{18}$, bei Vögeln $^1/_{11}$—$^1/_{12}$, beim Frosch $^1/_{17}$, bei Knochenfischen $^1/_{63}$ des Körpergewichts. Beim neugeborenen Kinde ist die Blutmenge kleiner als beim Erwachsenen, und bei diesem nimmt sie im höheren Alter wieder ab. Bei männlichen Thieren scheint sie grösser zu sein als bei weiblichen. Bei gemästeten und fett gewordenen Thieren findet man eine relativ geringere und umgekehrt bei verhungerten Thieren eine relativ grössere Blutmenge, indem im letztern Fall die absolute Blutquantität verhältnissmässig wenig abzunehmen scheint (Panum) *).

2. Die Blutbewegung.

§. 113. Allgemeine Uebersicht des Blutkreislaufs.

Das Blut ist im lebenden Körper in einer fortwährenden regelmässigen Bewegung innerhalb eines allseitig geschlossenen Canalsystems begriffen. Den Mittelpunkt dieses Canalsystems bildet ein muskulöses, contractiles Organ, das Herz. Aus dem Herzen entspringen Gefässe, in denen sich theils das Blut nach den Körperorganen hinbewegt, Arterien, theils sich aus den Körperorganen nach dem Herzen zurückbewegt, Venen. Innerhalb der Körperorgane sind die Arterien und Venen durch das System der Haargefässe oder Capillaren mit einander verbunden.

Durch den Kreislauf wird das Blut theils solchen Organen zugeführt, an die es seine ernährenden Bestandtheile abgibt, theils solchen, in denen es selbst seine ernährenden Bestandtheile mitgetheilt erhält. Unter den letzteren Organen sind die Lungen von so überwiegender Bedeutung, dass durch sie der ganze Kreislauf in zwei Abtheilungen geschieden wird, die im Herzen ihren Vereinigungspunkt haben: der Lungenkreislauf oder kleine Kreislauf führt das Blut aus dem rechten Herzen in die Lungen und aus den Lungen in das linke Herz zurück;

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 2. Valentin, Repertorium für Anatomie und Physiologie, Bd. 3. Welker, Prager Vierteljahrschrift, Bd. 4 und Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 4. Bischoff, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 7 und 9. Heidenhain, disquisitiones criticae de sanguinis quantitate, Halis 1858. Panum, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 29.

der Körperkreislauf oder grosse Kreislauf führt das Blut aus dem linken Herzen nach dem ganzen übrigen Körper und aus diesem in das rechte Herz zurück. Das Herz ist somit eine doppelte Pumpe. Die beiden Vorhöfe nehmen das Venenblut auf, der rechte das Blut der Körpervenen, der linke das Blut der Lungenvenen, und die beiden Kammern treiben das Arterienblut in die Organe, die rechte durch die Lungenarterie in die Lungen, die linke durch die Aorta in die übrigen Körpertheile. Das Körpervenenblut wird, indem es aus dem rechten Vorhof in die rechte Kammer einströmt, zu Lungenarterienblut, und das Lungenvenenblut wird, indem es aus dem linken Vorhof in die linke Kammer einströmt, zu Körperarterienblut.

Wenn wir von dem linken Herzen ausgehen, so gestaltet sich demnach der ganze Kreislauf folgendermassen (s. Fig. 35). Aus der linken Kammer (vl) wird das Blut in die grosse Körperschlagader oder Aorta (A) getrieben, diese versorgt als Aorta adscendens (Aa) die nach oben gelegenen, als Aorta descendens (Ad) die nach unten gelegenen Körpertheile. Nachdem das Blut das Capillarsystem des Körperkreislaufs (ck, ck) durchlaufen hat, sammelt es sich dann in die beiden Hohlvenen, vena cava superior und vena cava inferior (Cs, Ci) und gelangt durch diese in den rechten Vorhof (ar). Aus dem rechten Vorhof tritt es in die rechte Kammer (vr). Bei der Contraction der letzteren wird es in die Lungenarterie (Ap) getrieben, durchläuft den Capillarkreislauf der Lungen (cp) und geht dann in die vier Lungenvenen (Vp) über, die in den linken Vorhof (al) einmünden. Nachdem das Blut aus dem letztern wieder in den linken Ventrikel eingetreten ist, hat es einen einmaligen Kreislauf vollendet. Die Bahn des Blutes ist an den verschiedenen Stellen dieses Kreislaufs von ungleichem Durchmesser: sie ist am engsten in den Gefässen, die unmittelbar aus dem Herzen entspringen oder in dasselbe einmünden, sie erweitert sich allmälig (wie in dem obigen Schema angedeutet ist) gegen die Capillargefässe hin, und die beiden Capillarsysteme sind diejenigen Stellen der Blutbahn, welche weitaus den grössten Querschnitt besitzen.

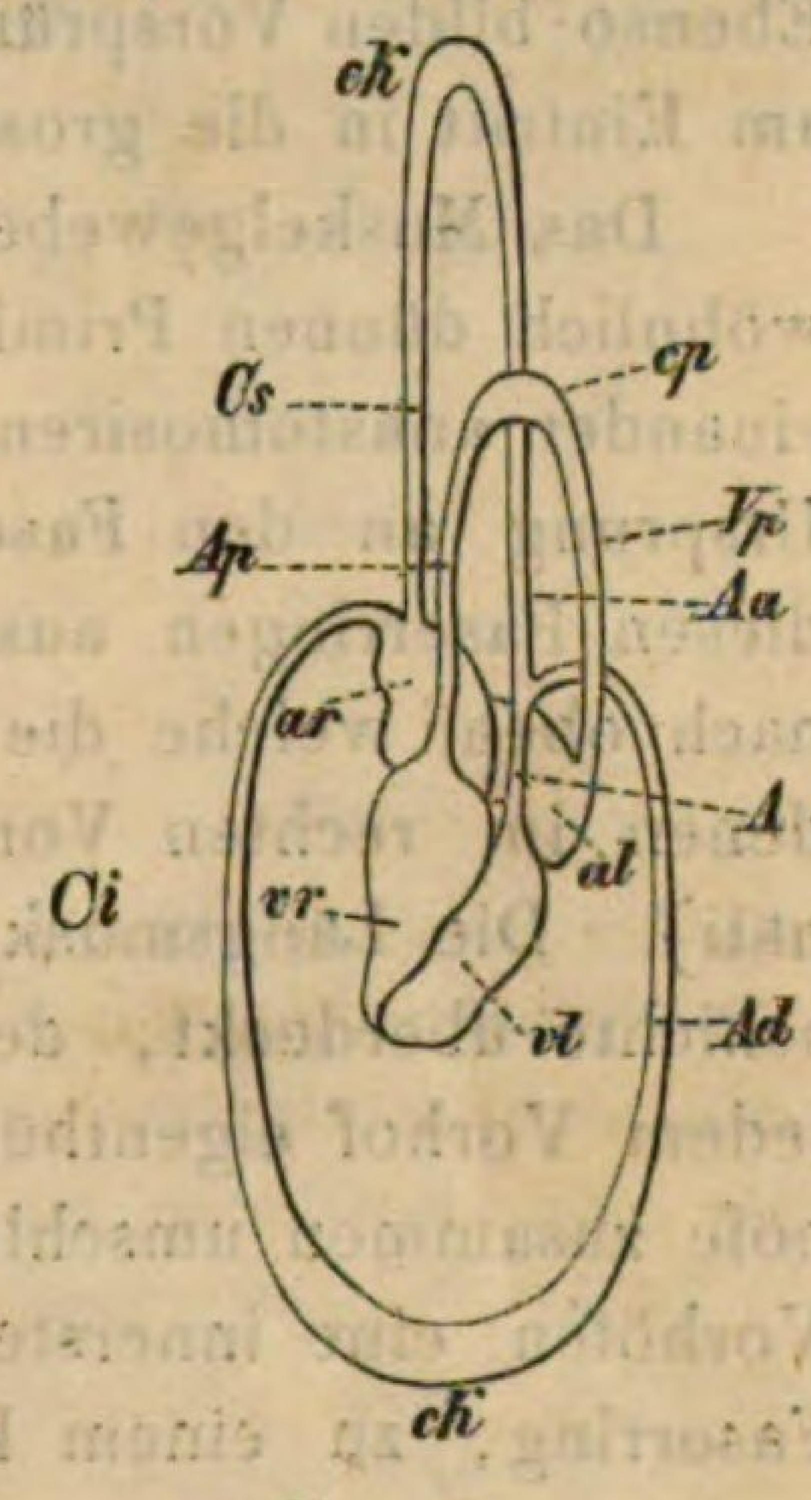


Fig. 35.

A. Das Herz und seine Bewegungen.

§. 114. Bau und Lage des Herzens.

Das Herz ist ein Hohlmuskel, der auf seiner äussern Seite von einem serösen Sacke, dem Pericardium, umhüllt, und auf seiner Innen-

wand von einer elastischen Membran, dem Endocardium, ausgekleidet ist. Es ist etwas schräg in der linken Brusthöhle gelagert, indem die Herzspitze mehr nach links und vorn gerichtet ist als die Herzbasis. Zu beiden Seiten wird das Herz vollständig, hinten und vorn theilweise von den Lungen umfasst. Die Herzbasis liegt in gleicher Höhe mit den Körpern des 6. bis 9. Rückenwirbels, die Herzspitze entspricht in ihrer Lage dem 6. Rippenknorpel der linken Seite. Das ganze Herz zerfällt durch eine muskulöse Scheidewand in die rechte und linke Herzhälfte, wovon die erstere als das venöse oder Lungenherz, die letztere als das arterielle oder Körperherz bezeichnet wird. Jede Herzhälfte zerfällt ausserdem durch in Klappen auslaufende Sehnenringe, welche von dem verdickten Endocardium gebildet werden, in zwei über einander gelegene Abtheilungen, den Vorhof und die Herzkammer. Ebenso bilden Vorsprünge des Endocardiums die häutigen Ventile, welche am Eintritt in die grossen Arterien liegen.

Das Muskelgewebe des Herzens besteht aus quergestreiften, ungewöhnlich dünnen Primitivbündeln, die zuweilen verzweigt sind und mit einander anastomosiren. Die meisten Muskelbündel haben ihren sehnigen Ursprung an den Faserringen zwischen Kammern und Vorhöfen. Von diesen Faserringen aus steigen zunächst longitudinal verlaufende Bündel nach oben, welche die innerste Muskellage der Vorhöfe bilden, und von denen im rechten Vorhof einzelne stärker vorspringen (musculi pectinati). Die Längsmuskeln sind von einer dickeren circulären Muskelschichte überdeckt, deren innere Lage gleich der Längsmuskelschichte jedem Vorhof eigenthümlich ist, während die äussere Lage beide Vorhöfe zusammen umschliesst. Die linke Herzkammer besitzt ähnlich den Vorhöfen eine innerste Längsschichte, die grösstentheils ebenfalls vom Faserring, zu einem kleinen Theil auch von der Aortamündung entspringt. Die Fasern verlaufen aber hier schiefer und bilden desshalb, indem sich ihre Schlingen an der Herzspitze kreuzen, den so genannten Herzwirbel. Von dem fibrösen Faserring der rechten Kammer nehmen ähnlich longitudinal verlaufende Fasern ihren Ursprung, sie gehen aber an der Herzspitze in die Wand der linken Kammer über und setzen, nachdem sie in dieser nach oben gelaufen sind, an dem linken Faserring sich an. Ueber den longitudinalen Muskelfasern der rechten und linken Kammer liegen andere, die mehr einen circulären Verlauf haben. Vom fibrösen Ring der linken Kammer entspringt eine doppelte Reihe solcher Fasern. Die eine umkreist die linke Kammerwand in Touren einer 8, die andere läuft in Form von Schleifen über die rechte Kammerwand, um wieder am linken Faserring zu enden. Aehnliche Schleifen, doch in viel geringerer Zahl nehmen auch vom Fasserring der rechten Kammer ihren Ursprung und laufen, nachdem sie die linke Kammer umkreist haben, wieder zu demselben zurück. Hiernach entspringen sämmtliche Muskelfasern der Kammer an den fibrösen Ringen, und bei

weitem die meisten endigen auch wieder an denselben. Nur einzelne Faserbündel, die in der Höhle der Kammer stark hervortreten, die sogenannten Papillarmuskeln, gehen in Sehnen über, welche sich an die zwischen Vorhof und Kammer befindlichen Klappen inseriren.

Die Klappen des Herzens sind durch Fasergewebe verstärkte Duplicaturen des Endocardiums. An der Einmündung der Vorhöfe in die Kammern liegen die zipfeligen Klappen, links die zweizipfelige (valvula bicuspidalis s. mitralis), rechts die dreizipfelige Klappe (v. tricuspidalis). An der Einmündung der Kammern in die grossen Arterien liegen die halbmondförmigen Klappen (valvulae semilunares). Die ersteren (vb und vt Fig. 36) sind Segelventile, die sich in die Höhle der Kammer öffnen können, während sie gegen die Vorhöfe durch die sich anheftenden Sehnen der Papillarmuskeln (p) geschlossen bleiben. Die letzteren (vs) sind Taschenventile, die sich, wenn der Blutstrom aus den Herzkammern in die grossen Gefässe (A, P Aorta und Pulmonalarterie) geht, an die Innenwand der letzteren anlegen, während sie, wenn der Strom in umgekehrter Richtung geht, mit Blut gefüllt werden und dadurch den Zugang zu den Herzkammern verschliessen.

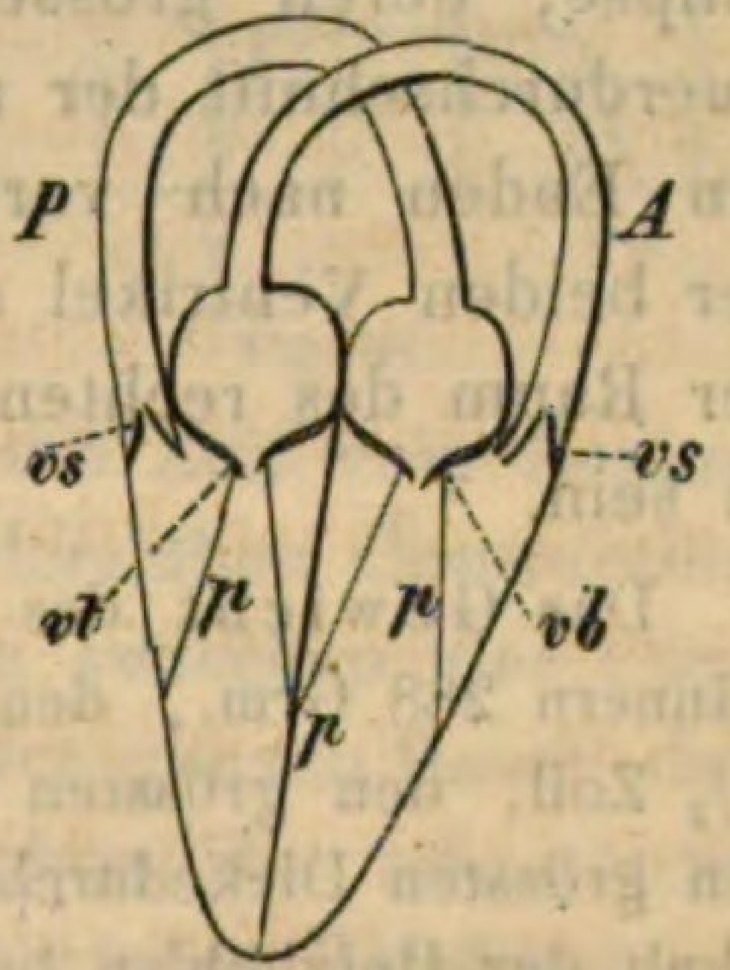


Fig. 36.

Die histologische Beschaffenheit des Pericardiums ist diejenige aller serösen Häute. Es besteht aus einem dickeren parietalen Blatt, das die Wände des vordern Mittelfellraums überzieht, und aus einem dünneren visceralen Blatt, das innig auf dem Herzmuskel aufsitzt. Das Endocardium ist eine Fortsetzung der innersten Haut der Gefässe. Es besteht aus elastischen Fasern und ist auf seiner Innenfläche von einem polygonalen Plattenepithelium bekleidet. Die Faserringe der Vorhofsöffnungen beider Kammern bestehen aus einem derben Sehnengewebe, das sich in die zipfeligen Klappen, zwischen die Duplicaturen des Endocardiums fortsetzt; eben solches Sehnengewebe bildet die halbmondförmigen Klappen. Die valvula bicuspidalis wird durch zwei dreieckige Zipfel gebildet, deren einer von dem fibrösen Ring des ostium atrio-ventriculare, der andere von der Wandung der Aorta ausgeht. Ihnen entsprechen zwei Papillarmuskeln in der linken Herzkammer. Die tricuspidalis besteht aus drei kleineren Zipfeln, die sämmtlich vom fibrösen Ring entspringen. Dem entsprechend finden sich in der rechten Herzkammer drei dünnere Papillarmuskeln. Uebrigens kommen an beiden Klappen oft noch kleinere Nebenzipfel vor, für die dann besondere kleinere Papillarmuskeln vorhanden sind. Die Semilunarklappen entspringen aus den Faserringen der ostia arteriosa. Jede besteht aus drei an einander grenzenden Taschen, deren Höhlen nach oben hin geöffnet sind. Die freien Ränder dieser Taschen sind in ihrer Mitte etwas verdickt (links die Arantischen, rechts die Morgagni'schen Knötchen). Die oben beschriebene Anordnung der Muskeln ist grossentheils erst von Ludwig genauer ermittelt worden*). Seine Nerven empfängt das Herz

*) Ludwig, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 7 und Lehrb. der Physiologie Bd. 2.

aus dem durch Fasern des Vagus und Sympathicus gebildeten plexus cardiacus Zahlreiche Ganglien finden sich in der Nähe der Querfurche und in der Kammerscheidewand. Die meisten Nerven enden in den Muskeln, einzelne im Endocardium.

Die Form der vier Herzhöhlen ist eine ziemlich verschiedene. Die Höhlen der Vorkammern entsprechen, abgesehen von den durch die kammförmigen Muskeln gebildeten Vorsprüngen, der äusseren Gestalt dieser Herzabtheilungen. Die rechte Vorhofshöhle ist von annähernd cubischer Form, die linke Vorhofshöhle mehr nach der Breite ausgedehnt. Dagegen sind die Höhlungen der beiden Herzkammern sehr verschieden geformt. Der Querdurchschnitt der linken Kammer ist eine Ellipse, deren grösserer Durchmesser von rechts nach links geht, der Querdurchschnitt der rechten Ventrikelhöhle bildet einen Halbmond, dessen Enden nach vorn und hinten gerichtet sind. Den Rauminhalt der beiden Ventrikel schätzt man auf 180—200 Cub.-Cm. Doch scheint der Raum des rechten Ventrikels etwas grösser als derjenige des linken zu sein.

Das Gewicht des Herzens beträgt nach Gluge im Mittel bei gesunden Männern 288 Grm., den Längendurchmesser des ganzen Herzens fand Krause $5^1/_2$ Zoll, den grössten Breitedurchmesser (nahe unterhalb der Vorhöfe) 4 Zoll, den grössten Dickedurchmesser (an der nämlichen Stelle) $3^1/_1$ Zoll. Den Rauminhalt der Herzhöhlen bestimmten Krause und Valentin durch Einfüllung von Flüssigkeit. Weit grössere Zahlen erhielten Volkmann und Vierordt, welche die Ausflussmengen während einer Contraction berechneten und für einen Ventrikel allein gegen 200 Cub.-Cm. fanden *).

§. 115. Bewegungen des Herzens.

Die Herzmuskel ist während des Lebens stets in rhythmischen Contractionen begriffen. Indem diese Contractionen von den einzelnen Herzabtheilungen ungleichzeitig ausgeführt werden, erfährt das Herz bei seinen Bewegungen Form- und Lageänderungen, die von eigenthümlichen Geräuschen begleitet sind.

1) Rhythmus der Herzbewegungen. Beginnen wir mit der Herzpause, so contrahiren sich zuerst die beiden Vorhöfe, nach ihnen die beiden Kammern. Sobald die Kammercontraction anfängt, erschlaffen die Vorhöfe. Sind die Kammern wieder erschlafft, so bleiben auch die Vorhöfe noch kurze Zeit in Ruhe, bis dieselbe Aufeinanderfolge der Bewegungen von neuem beginnt. Man bezeichnet jede Zusammenziehung einer Herzabtheilung als Systole, jede Erschlaffung als Diastole. Der Verlauf der Herzbewegungen lässt sich sonach in folgende drei Zeit-

*) Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. 1. Donders, Physiologie, Bd. 1.

räume trennen: 1) Systole der Vorhöfe, Diastole der Ventrikel, 2) Systole der Ventrikel, Diastole der Vorhöfe, 3) Diastole der Vorhöfe und Ventrikel (Herzpause). Im Anfang des zweiten Zeitraums findet sich eine sehr kurz dauernde gleichzeitige Systole aller Herzabtheilungen. Der ganze Verlauf des Herzschlags lässt sich somit durch die nebenstehenden zwei Curven darstellen. Die Länge der Abscisse entspricht der Zeitdauer eines Herzschlags, die Curve Ab versinnlicht die Bewegung der Vorhöfe, die Curve Vc die Bewegung der Ventrikel. Die Systole ist durch ein Emporsteigen über die Abscissenlinie, die Diastole durch ein Zurücksinken auf dieselbe angedeutet.

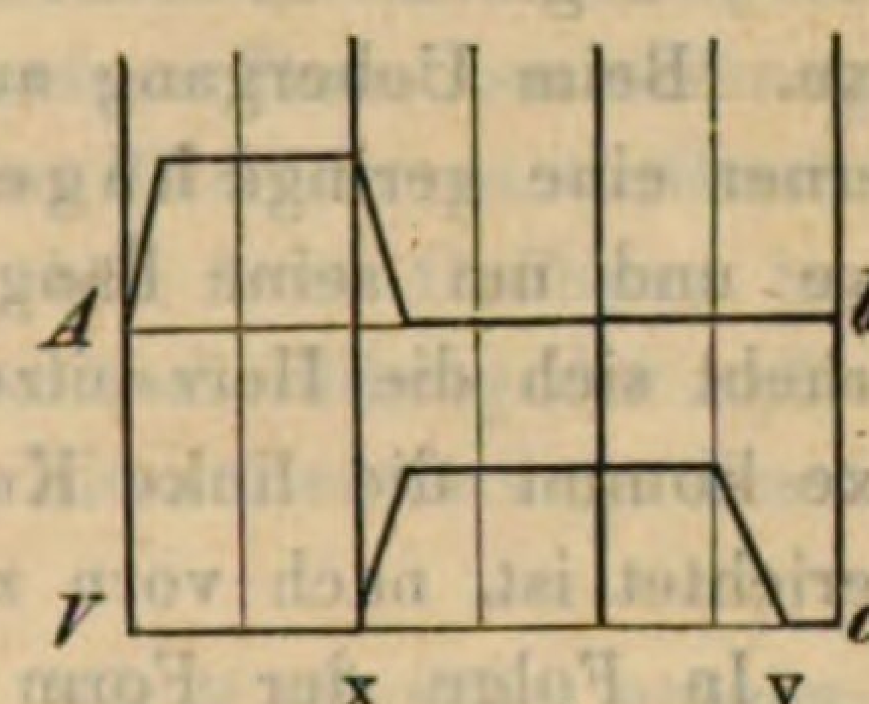


Fig. 37.

Die Systole der Kammern beträgt in der Regel etwa die Hälfte, die Systole der Vorhöfe dagegen höchstens ein Dritttheil der Zeitdauer eines Herzschlags, wenn man unter der letzteren die Zeit vom Beginn einer Ventrikelcontraction bis zum Wiederbeginn derselben Contraction versteht. Doch besteht kein constantes Verhältniss zwischen der Contractionsdauer der einzelnen Herzabtheilungen und der ganzen Dauer des Herzschlags. Vielmehr hat Donders gefunden, dass die absolute Dauer der Ventrikelsystole (x y Fig. 37) bei wechselnder Pulsfrequenz ziemlich den gleichen Werth behält; während z. B. der Herzschlag zwischen 0,640 und 0,806 Sec. variirte, lagen die absoluten Werthe der Ventrikelsystole blos zwischen 0,301 und 0,327 Sec.

Landois hat, indem er die Herzbewegungen mittelst eines Schreibhebels auf eine in Bewegung befindliche Platte übertrug, die einzelnen Acte, aus denen sich die oben aufgeführten drei Stadien eines Herzschlags zusammensetzen, genauer unterschieden und in ihrer Dauer bestimmt. Er fand bei einem normalen Puls von 55 Schlägen in der Minute, also einer Dauer des ganzen Herzschlags von 1,133 Secunden

a) Dauer der Herzpause 0,393—0,407
b) Dauer der Vorhofscontraction bis zum Beginn der Ventrikelcontraction 0,170—0,177.
c) Dauer der Ventrikelcontraction 0,155—0,192
d) Verharren des Ventrikels in der Contraction 0,088—0,082
e) Vom Beginn der Diastole bis zum Schluss der Semilunarklappen 0,066—0,072
f) Dauer der Diastole vom Schluss der Semilunarklappen bis zum Beginn der Pause 0,259—0,200

Die Zeiträume c, d, e bilden zusammen die ganze Ventrikelsystole, sie betragen, übereinstimmend mit den Zahlen von Donders, 0,309—0,346 Sec.*).

2) Form- und Lageveränderungen des Herzens. Die

*) Donders, Nederl. Arch. II, 1865. Landois, med. Centralblatt 1866.

Formveränderungen des Herzens bei seinen Bewegungen bestehen in einem steten Wechsel zwischen der Form der Systole und der Form der Diastole. Während an dem diastolischen Herzen der Breitedurchmesser den Dickedurchmesser übertrifft, nimmt das systolische Herz annähernd die Form eines Kegels mit runder Basis an, indem der Breitedurchmesser etwas kleiner und der Dickedurchmesser etwas grösser wird; zugleich entsteht eine unbeträchtliche Verkürzung in der Längsaxe. Beim Uebergang aus der Systole in die Diastole erfährt das Herz ferner eine geringe Lageveränderung, indem es sich um seine Queraxe und um seine Längsaxe dreht. Bei der Drehung um die Queraxe erhebt sich die Herzspitze nach vorn. Bei der Drehung um die Längsaxe kommt die linke Kammer, die während der Diastole nach hinten gerichtet ist, nach vorn zu liegen.

In Folge der Form und Lageänderungen des Herzens erfährt die Brustwandung der linken Seite, meistens zwischen der 5. und 6. Rippe, eine deutlich durch den Finger fühlbare, manchmal auch sichtbare Erschütterung, den Herzstoss. Der Herzstoss fällt mit der Systole des Herzens zusammen. Der Ort, wo er wahrgenommen wird, entspricht der Herzspitze oder einem nur wenig über derselben gelegenen Punkte. Hieraus ist zu folgern, dass der Herzstoss von der Drehung des Herzens um seine Queraxe, insbesondere von dem Anstossen der Herzspitze an den Zwischenrippenraum herrührt. Ausserdem aber kann durch die Zunahme des Dickedurchmessers von vorn nach hinten eine weiter nach oben sich verbreitende Erschütterung der Brustwandung entstehen.

Dass das Herz bei der Systole nicht bloss in seinem Längs- und Querdurchmesser sich verkürzt, sondern auch in seinem Dickedurchmesser sich vergrössert, wodurch es eben in einen Kegel mit kreisförmiger Basis übergeht, hat Ludwig durch Messungen festgestellt. In dieser Formänderung hat nach Ludwig auch die systolische Erhebung der Herzspitze ihren Grund. Die Drehung um die Längsaxe, die Kürschner zuerst behauptet hat, wird von Manchen geleugnet. Auch der Spitzenstoss des Herzens ist zuerst von Ludwig genügend erklärt worden. Nach ihm bildet bei der Diastole die Längsaxe des Herzens mit der Basis einen stumpfen Winkel nach hinten. Bei der Contraction kommt aber diese Axe senkrecht zu der nun kreisförmig gewordenen Basis zu stehen. In Folge dessen muss die Herzspitze den Zwischenrippenraum, an dem sie anliegt, nach vorn bewegen. Auf die Zunahme des Dickedurchmessers der Kammerbasis hat zuerst Arnold und nach ihm Kiwisch den Herzstoss zurückgeführt. Diese sind jedoch darin zu weit gegangen, dass sie den Spitzenstoss gänzlich leugneten. Der Spitzenstoss und die Aufwölbung der Kammerbasis sind beide als Theilerscheinungen des Herzstosses anzusehen *).

3) Herztöne. Das an die Brustwand angelegte Ohr vernimmt

*) Kürschner, Art. Herz und Herzbewegung, im Handwörterb. der Physiologie, Bd. 2. Ludwig a. a. O. Arnold, Handbuch der Anatomie des Menschen, Bd. 2, 1.

während eines jeden Herzrythmus zwei Töne, die Herztöne. Davon fällt der erste Ton mit dem Herzstoss und der Systole der Kammern zusammen, er ist dumpf und dauert bis zum zweiten Tone an. Der zweite Ton ist heller und kürzer, er fällt mit dem Anfang der Diastole zusammen. Es folgt auf ihn eine Pause, die der übrigen Zeit der Diastole und der Systole der Ventrikel entspricht. Die Ursache des ersten Tones ist noch nicht sicher ermittelt. Wahrscheinlich ist derselbe grösstentheils ein in dem Herzmuskel in Folge seiner Zusammenziehung entstehendes Geräusch (ein Muskelgeräusch), zum Theil ist er vielleicht auch durch das Erzittern der zipfeligen Klappen bei ihrer Oeffnung bedingt. Die Ursache des zweiten Tons liegt in der Anfüllung der halbmondförmigen Klappen, wie sich daraus ergibt, dass Zerstörung dieser Klappen den Ton vernichtet.

Dass der erste Herzton nicht in dem Herzstoss, wie Magendie annahm, d. h. in dem Anschlagen des Herzens an die Brustwand, seinen Grund hat, folgt daraus, dass dieser Ton auch nach Zerstörung der Brustwandung noch gehört wird. Eine Betheiligung der zipfeligen Klappen wird nach Kiwisch durch die beträchtlichen Veränderungen des Tons bei pathologischen Veränderungen der Klappen wahrscheinlich. Doch könnten immerhin auch die in Folge der Klappenabnormität entstandenen Geräusche sich dem Muskelton beimengen. Dafür dass jedenfalls der erste Herzton hauptsächlich als Muskelgeräusch zu deuten sei, spricht das Vorkommen solcher Geräusche in allen mit einiger Kraft sich contrahirenden Muskeln. Diese letztere Deutung ist zuerst von Williams gegeben worden *).

§. 116. Kraft des Herzens. Blutbewegung im Herzen.

Jede Abtheilung des Herzens übt bei der systolischen Zusammenziehung auf die in ihr enthaltene Blutmasse einen Druck aus, dessen Grösse wesentlich von der Stärke ihrer Muskelwand abhängt. Die Druckkraft des linken Ventrikels ist daher stärker als diejenige des rechten, und die letztere übertrifft weitaus die Druckkraft der Vorhöfe. Wir besitzen noch keine zureichenden Hülfsmittel, um die Druckkräfte der verschiedenen Herzabtheilungen direct zu messen; auf die Druckkraft des rechten und linken Ventrikels können wir jedoch aus den in der Lungenarterie und der Aorta gefundenen Werthen des Seitendrucks (§. 120), denen der Blutdruck in den Herzkammern selbst jedenfalls nahehin gleichkommt, zurückschliessen. In den Vorhöfen sind die mit der Contraction der Muskelwände verbundenen Schwankungen des Seitendrucks offenbar äusserst unbedeutend, da sonst, ähnlich wie von den Kammern nach den Arterien, so von den Vorhöfen nach den Venen

*) Kiwisch, Würzburger Verhandlungen Bd. 1. Williams, transactions of the british scientifique association, vol. VI, 1837.

Pulsschwankungen sich fortpflanzen müssten. Ausser der geringeren Kraft der Contraction kommt hierbei der Umstand in Betracht, dass die Vorhofssystole sichtlich von den Einmündungsstellen der Venen nach den Ostien der Kammern verläuft. Während also das Blut in einem nahezu gleichförmigen Strome aus den Venen in die Vorhöfe einfliesst, wird durch die Systole der letzteren nur die Weiterförderung in die diastolisch erweiterten Kammern unterstützt.

Die Druckschwankungen, welche abwechselnd bei der Systole und Diastole der Herzabtheilungen entstehen, reguliren im Zusammenhang mit den im §. 114 geschilderten Klappenvorrichtungen die Blutbewegung im Herzen. Während der Pause ist das Herz gleichmässig mit Blut erfüllt. Mit dem Beginn der Vorhofsystole füllen sich die Kammern stärker an, indem das Blut durch die sich öffnenden zipfeligen Klappen aus den Vorhöfen in sie eindringt. Durch die nun beginnende Contraction der Ventrikel werden die Zipfel der Cuspidalklappen gegen einander gepresst, so dass diese Klappen fest sich schliessen (an dem Umschlagen in die Vorhöfe hindern sie die Sehnen der Papillarmuskeln), während die Semilunarklappen durch das andrängende Blut an die Arterienwandungen angepresst und dadurch die Mündungen der Arterien geöffnet werden. Ist alles Blut aus den Ventrikeln ausgetrieben, so schliessen sich die Semilunarklappen, weil nun in den Ventrikeln der Blutdruck aufgehört hat, während das Blut in den Arterien selbst unter einem hohen Drucke steht. Ebenso beginnen sich die Cuspidalklappen zu öffnen, weil der Druck in den Vorhöfen, die sich unterdessen mit Blut gefüllt haben, grösser wird, und gleichzeitig der Zug der noch contrahirten Papillarmuskeln nicht mehr an dem im Ventrikel vorhandenen Blutdruck einen Widerstand findet. Beim Austritt des Blutes in die grossen Arterien werden nach Brücke in der Regel die Mündungen der das Herz mit Blut versorgenden Coronararterien durch das Anlegen der Semilunarklappen an die Aortenwand verdeckt, so dass in diese Arterien bei der Systole kein Blut einströmen kann, während solches umgekehrt bei der Diastole eintreten muss. Diese Einrichtung ist wahrscheinlich für die Mechanik des Herzens von Bedeutung, da die Blutérfüllung desselben seiner Contraction einen Widerstand entgegensetzen würde. Geschieht dagegen die Bluterfüllung bei der Diastole, so verstärkt dieselbe nur die Anschwellung der Herzwandungen.

Marey und Chauveau suchten die Druckwerthe in den verschiedenen Herzabtheilungen zu ermitteln, indem sie mit Luft gefüllte und unten mit einer Membran geschlossene Sonden durch die grossen Gefässe (Jugularis, Carotis) einführten, die in den Hohlsonden entstehende Verdichtung und Verdünnung der Luft zuerst durch einen Schreibeapparat (§. 120 Anm.) aufzeichnen liessen und dann durch ein Hg-Manometer die correspondirenden Verdichtungs- und Verdünnungscurven herstellten. Sie fanden so beim Pferde die Druckkraft des linken Ventrikels = 128 Mm., diejenige des rechten Ventrikels = 25 Mm. und diejenige

des rechten Vorhofs = 2,5 Mm. Hg. Die Minima des Drucks bei der Diastole schwankten an den Kammern zwischen —16 und + 20 Mm., am rechten Vorhof zwischen —7 und —15 Mm. Diese Versuche sind jedoch ohne Zweifel wegen der Störungen, welche die Einführung der Hohlsonden im Mechanismus der Herzpumpe herbeiführt, mit sehr beträchtlichen Fehlern behaftet. Jacobson hat mit Recht darauf hingewiesen, dass so bedeutende Druckveränderungen, wie sie hier am rechten Vorhof gefunden wurden, jedenfalls bedeutende Pulsschwankungen in den grossen Venen erzeugen müssten, während solche doch nicht zu beobachten sind (S. §. 120) *)

Die von Brücke aufgestellte Hypothese des Verschlusses der Coronararterien durch die Semilunarklappen ist namentlich von Hyrtl angegriffen worden. Viele der von ihm beigebrachten Einwände sind durch Brücke widerlegt. Namentlich hat derselbe angeführt, dass in der Leiche die Aorta häufig sich ausdehnt, wodurch die Klappenzipfel nicht mehr zur Deckung der Arterienöffnung hinreichen: man erkennt dagegen oft den Eindruck des Zipfelbandes und der Arantischen Knötchen oberhalb der Arterienöffnung. Nach v. Wittich lässt sich dasselbe auch experimentell beweisen: injicirt man stossweise von einer Lungenvene aus, so fliesst die Injectionsflüssigkeit wechselweise aus der Aorta und den Coronararterien **).

§. 117. Innervation des Herzens.

Das aus dem Körper ausgeschnittene Herz kaltblütiger Thiere setzt seine rhythmischen Bewegungen noch eine längere Zeit fort. Die nervösen Centralorgane, durch welche diese Bewegungen unterhalten werden, müssen daher mindestens zum Theil im Herzen selber liegen. In der That finden sich in der Herzscheidewand sowie an der Grenze der Vorhöfe und des Ventrikels Anhäufungen von Ganglienzellen, welche ohne Zweifel als automatische Centralorgane zu betrachten sind. Ausserdem empfängt das Herz durch den Vagus und den Sympathicus Nervenfasern. Um die Innervationsverhältnisse des Herzmuskels zu erforschen, haben wir daher 1) die verschiedenen Einwirkungen zu prüfen, welche bei der directen Anwendung auf das Herz und seine Ganglienzellen die Herzbewegungen modificiren, und sodann 2) den Einfluss der Erregung und Lähmung der äusseren Herznerven und der Centralorgane, von welchen dieselben entspringen, zu untersuchen.

1) Innervation durch die Herzganglien. Die rhythmischen Contractionen des ausgeschnittenen Herzens werden, wie die künstliche Trennung der einzelnen Herztheile zeigt, durch Ganglienzellengruppen

*) Marey, physiologie médicale de la circulation, Paris 1863. Jacobson, Arch. f. path. Anat. und Phys, Bd. 36.

**) Brücke, über den Verschluss der Kranzschlagadern durch die Aortenklappen, Wien 1855. Hyrtl, die Selbststeuerung des Herzens, Wien 1855. v. Wittich, allg. med. Centralzeitung, Jan. 1857.

von entgegengesetzter Wirkung, erregende und bewegungshemmende, unterhalten. Die erregenden Ganglienzellen liegen beim Frosch theils an den Veneneinmündungsstellen (am Venensack) theils in der Furche zwischen Kammer und Vorhöfen. Die bewegungshemmenden Ganglienzellen dagegen liegen in der Vorhofswand selber. Unterbindet oder durchschneidet man den Venensack, so bleibt das Herz längere Zeit still stehen, wahrscheinlich indem nun die hemmende Wirkung der Vorhofsganglien über die erregende der Kammerganglien überwiegt: unterbindet oder durchschneidet man während dieses Stillstandes das Herz an der Grenze zwischen Vorhof und Kammer, so beginnt die Kammer von neuem zu pulsiren. Führt man aber die Durchschneidung unterhalb der Trennungsfurche aus, so bleibt die Kammer in Ruhe, und der Vorhof mit dem ihm anhängenden Kammerrest beginnt rhythmische Pulsationen (Stannius).

Erwärmung des Froschherzens erzeugt zwischen den Grenzen 0 — 4 und 36° C. Beschleunigung, über dieser Grenze (gegen 40° C.) Verlangsamung und dann Stillstand der Bewegungen (Cyon). Unter den chemischen Reizen ist zunächst das Blut selbst hervorzuheben. Ein mit Blut benetztes Froschherz setzt ungleich länger seine Pulsationen fort als ein von Blut beraubtes. Da das Serum diesen Einfluss nicht äussert, so muss derselbe den Blutkörperchen, beziehungsweise dem Oxyhämoglobin zugeschrieben werden. Insbesondere scheint es der Sauerstoff des letztern zu sein, der die Contractionen anregt. In reinem O-Gas dauern die Bewegungen des Froschherzens durchschnittlich über 12 Stunden an, während sie in atmosphärischer Luft schon nach etwa 3 Stunden, in N-Gas und H-Gas nach 1 Stunde und in luftleerem Raum nach 30 Min. aufhören. Offenbar wirken hier N und H nur negativ schädlich, durch Verdrängen des erregenden O-Gases. Geradezu giftig wirken dagegen CO_2, NO, SO_2, HS, Cl u. s. w., welche theils momentan, theils nach wenigen Minuten den Herzschlag sistiren (Castell). Eine auffallende Wirkung auf die Herzbewegungen haben die Kalisalze: in geringen Quantitäten ins Blut gebracht sistiren sie die Herzbewegungen, während die ihnen verwandten Natron- und Rubidiumsalze diese giftige Wirkung nicht äussern (Grandeau und Bernard). Die gallensauren Salze erzeugen, wahrscheinlich in Folge der Auflösung rother Blutkörperchen, eine Abnahme der Pulsfrequenz (Röhrig). Dieselbe Wirkung scheint den Säuren, namentlich organischen Säuren, wie der Weinsäure, Essigsäure, Citronensäure (Bobrik), sowie der Phosphorsäure (Leyden und Munk) zuzukommen. Dass die Wirkungen der genannten Stoffe auf eine Veränderung in der Innervation der Herzganglien bezogen werden müssen, geht theils daraus hervor, dass jene Wirkungen bei localer Application auf das ausgeschnittene Herz entstehen, theils daraus, dass sie nach Durchschneidung der Herznerven (des Vagus und Sympathicus) fortdauern.

Mechanische Reize bewirken an dem durch andere Einflüsse zum Stillstand gebrachten Herzen einmalige oder öfter wiederholte Pulsationen. Ebenso wirken elektrische Reize, und zwar sowohl der constante galvanische Strom wie elektrische Inductionsschläge. Letztere insbesondere rufen in der Regel nicht, wie bei andern Muskeln, eine dauernde Zusammenziehung hervor, sondern beschleunigen die Pulsation *).

2) Innervation durch die Centralorgane. Die Nerven, welche in das Herz eintreten, vermögen demselben sowohl erregende wie hemmende Impulse zuzuführen. Das Centralorgan, von dem die sämmtlichen Herznerven auszugehen scheinen, ist das verlängerte Mark. Der grösste Theil derselben liegt im Vagus und im Halsstamm des Sympathicus; ausserdem scheint ein Theil der erregenden Fasern im Rückenmark zu verlaufen, um sich dann zum Herzgeflecht des Sympathicus zu begeben. Schwache Reizung des Vagus verlangsamt den Herzschlag, indem die Pausen zwischen den einzelnen Herzbewegungen vergrössert werden. Stärkere Reizung bewirkt Stillstand des Herzens in der Diastole. Dagegen erzeugt die Durchschneidung des Vagus erhöhte Häufigkeit der Herzbewegungen. Weniger sicher sind die Wirkungen, welche Reizung oder Durchschneidung des Halssympathicus hervorrufen. Meistens stellt sich 3—4 Secunden nach Beginn der Reizung dieses Nerven eine Beschleunigung der Herzschläge ein, die aber nicht über ein bestimmtes Maass (beim Kaninchenherzen etwa 300 Schläge in der Minute) gesteigert werden kann. Die Wirkung der Sympathicusreizung fällt daher um so geringer aus, je grösser schon zuvor die Pulsfrequenz ist, und bei einer gewissen Grösse der letzteren hört jene ganz auf. Durchschneidung des Sympathicus bewirkt meistens eine dauernde Herabsetzung der Pulsfrequenz, zuweilen ist sie auch ohne Einfluss auf dieselbe. In einzelnen Fällen kommt es endlich vor, dass die Reizung des Sympathicus Verlangsamung und seine Durchschneidung Beschleunigung der Herzschläge bewirkt, also das gewöhnliche antagonistische Verhalten des Vagus und Sympathicus einem gleichen Verhalten Platz macht. Hier muss wohl angenommen werden, dass ausnahmsweise ein Theil jener Nervenfasern, die gewöhnlich im Vagus verlaufen, in den Stamm des Sympathicus verlegt ist (v. Bezold). Sieht man von solchen Ausnahmen ab, so muss man hiernach den Vagus als Hemmungsnerven, den Sympathicus als Erregungsnerven für die Herzbewegungen bezeichnen. Ausserdem scheint aber ein Theil der erregenden Fasern im Rückenmark zu verlaufen, ehe er sich zum Herzen begibt. Durchschneidet man nämlich beider-

*) Stannius, zwei Reihen physiolog. Versuche, Rostock 1851. Schelske, über die Erregbarkeit der Nerven durch die Wärme, Heidelb. 1860. Cyon, Ber. der kgl. sächs. Ges., 1866. Castell, Müllers Archiv 1855. Grandeau, journ. anat. et phys. I. Röhrig, Arch. d. Heilk. 1863. Bobrik, Königsb. med. Jahrb. IV. Leyden u. Munk, die acute Phosphorvergift., Berlin 1865.

seits sowohl den Vagus wie den Halssympathicus, und trennt überdiess die vasomotorischen Nerven, deren Innervation auf die Herzbewegungen zurückwirken könnte (s. §. 123), so bringt nichts desto weniger Reizung des verlängerten Marks oder des Rückenmarks noch Beschleunigung der Herzpulsationen hervor (v. Bezold). Directe Reizung des verlängerten Marks erzeugt auch bei Erhaltung des nervus vagus stets Beschleunigung, niemals Verlangsamung der Herzbewegungen. Reizt man dagegen das centrale Ende des durchschnittenen Vagus, so erhält man, wenn zuvor das Gehirn vom verlängerten Mark getrennt wurde, Verlangsamung der Herzschläge (v. Bezold). Wir müssen hieraus schliessen, dass im verlängerten Mark eine ähnliche Verknüpfung des Vagus mit hemmenden Nervencentren existirt wie im Herzen selber. Der durch Erregung des undurchschnittenen Vagus bewirkte Herzstillstand ist also ein doppelter Hemmungsreflex, dessen Knotenpunkte im verlängerten Mark und in den Vorhofsganglien des Herzens gelegen sind. Wie im Herzen, so müssen auch im verlängerten Mark hemmende und erregende Apparate neben einander existiren, von denen bei directer Erregung jenes Centralorgans meistens die erregenden die stärkere Wirkung äussern. Die durch Reizung des centralen Vagusendes ausgelöste Hemmungswirkung aber wird ohne Zweifel durch den Halssympathicus zum Herzen geleitet. Da, wie wir im 2. Abschnitte sehen werden, die Vorgänge der Innervation in allen Nerven von wesentlich gleicher Beschaffenheit sind, so kann die verschiedene Function der äussern Erregungs- und Hemmungsnerven nur aus der Art ihrer Endigung in dem Herzen erklärt werden. Wir haben nun gefunden, dass in dem letzteren bewegungshemmende und erregende Ganglienzellen vorkommen. Wir werden daher schliessen dürfen, dass die Mehrzahl der Fasern des Vagus mit den bewegungshemmenden, die Mehrzahl der Sympathicusfasern dagegen gewöhnlich mit den erregenden Ganglienzellen in Verbindung trete. Dabei bleibt immerhin möglich, dass einzelne Fasern des Sympathicus stets mit den hemmenden, einzelne des Vagus stets mit den erregenden Zellen verbunden sind. Ersteres scheint in der That aus dem vorhin erwähnten Erfolg der Reizung des centralen Vagusendes, letzteres aus dem Verhalten des durch höhere Temperatur zum Stillstand gebrachten Froschherzens hervorzugehen. Ein solches Froschherz verhält sich nämlich gegen Reizungen des Vagus häufig vollständig so wie ein gewöhnlicher Muskel gegen Reizungen seines Nerven, ein einmaliger mechanischer oder elektrischer Reiz bringt eine einmalige Contraction hervor, und rasch sich folgende Reize erzeugen dauernde Zusammenziehung (Schelske).

Dem Vagusstamm werden die sich zum Herzen begebenden Hemmungsfasern durch den nervus accessorius zugeführt. Durchschneidet man daher den Accessorius innerhalb der Schädelhöhle, so hat die Reizung des Vagus keine Wirkung auf das Herz mehr (Schiff). Da-

gegen soll nach Schiff die Durchschneidung des Vagus in diesem Fall immer noch häufig den Puls beschleunigen. Diese Wirkung, die übrigens Heidenhain nicht bestätigen konnte, würde sich wohl daraus erklären lassen, dass der Vagus, wie oben bemerkt, nicht bloss im Herzen, sondern auch im verlängerten Mark Hemmungen auslöst; von den durch peripherische Reize innervirten Hemmungsnerven müsste man dann annehmen, dass sie nicht im Accessorius, sondern im eigentlichen Vagus verlaufen.

Noch durch verschiedene andere Einwirkungen werden bald die erregenden bald die hemmenden Centralapparate des verlängerten Marks in stärkere Innervation versetzt. So können psychische Erregungen bekanntlich sowohl Beschleunigung wie momentanen Stillstand der Herzbewegungen hervorbringen; letzteres, also die stärkere Erregung der hemmenden Apparate, beobachtet man namentlich bei den intensiveren Gemüthsaffecten. Ebenso erzeugen heftige Reize der sensibeln Nerven reflectorisch Stillstand oder Verlangsamung der Herzbewegungen (Schiff.) Mechanische Reizung der Baucheingeweide durch Klopfen auf die Bauchdecken ruft schon bei mässiger Intensität diesen reflectorischen Herzstillstand hervor (Goltz); die Bahnen, auf welchen im letzteren Fall die sensible Erregung geleitet wird, sind nach Bernstein die Verbindungszweige des Sympathicus zum 5. und 6. Spinalnerven. Eine directe Wirkung auf das Centralorgan haben endlich gewisse Veränderungen der Blutmischung. So bewirkt das durch Sistirung des Athmens veränderte Blut Verlangsamung oder selbst Stillstand des Pulses: das Ausbleiben dieser Erscheinung nach Durchschneidung der Vagi beweist, dass das Erstickungsblut eine Reizung der Vagusursprünge (vielleicht gleichzeitig eine directe und eine reflectorische vom Herzen aus) verursacht (Traube, Thiry). Durchschneidung des Halsmarks ändert die Erscheinung nicht, nach Zerstörung des verlängerten Marks dagegen hört sie auf, woraus folgt, dass sämmtliche Hemmungsfasern des Accessorius aus dem verlängerten Mark stammen. Im Ganzen scheint aber aus diesen Beobachtungen hervorzugehen, dass die Kohlensäure des Blutes als der normale Reiz für die Hemmungsapparate des verlängerten Marks zu betrachten ist (Traube). Auch eine plötzliche Anämie des Gehirns, hervorgerufen durch Compression der Carotiden, erzeugt, wenn gleichzeitig künstliche Respiration unterhalten wurde, nach Landois Verlangsamung des Pulses, die später in eine Vermehrung der Pulsfrequenz übergeht. Ebenso wirken gewisse Gifte (Digitalin nach Traube, Chloroform nach Brondgeest) zuerst reizend (Verlangsamung des Pulses), dann lähmend auf die Vagusursprünge (Pulsbeschleunigung); bei andern Giften (Atropin) stellt unmittelbar die Lähmung sich ein (v. Bezold).

Dass der nervus vagus bei seiner Erregung die Herzbewegungen verlangsamt oder gänzlich sistirt, wurde zuerst von den Brüdern E. H. und Ed. Weber

nachgewiesen, von ihnen und von Volkmann wurde dann die Hemmungstheorie, der wir oben gefolgt sind, ausgebildet. Budge, der kurz nach den Brüdern Weber und unabhängig von ihnen den Herzstillstand beobachtete, stellte die Hypothese auf, der nervus vagus sei ein sehr leicht erschöpfbarer Nerv, der Herzstillstand in Folge der Vagusreizung geschehe also nur durch Uebermüdung. Diese Hypothese wurde bis in die neueste Zeit von Schiff und von Moleschott vertheidigt, von Beiden wurde eine grosse Zahl von Versuchen zu ihrer Unterstützung ausgeführt, in denen sie häufig bei schwacher Vagusreizung nicht Verlangsamung, sondern Beschleunigung der Herzschläge beobachteten. Ich habe ebensowenig wie Pflüger und v. Bezold diese Beobachtungen bestätigen können. Dagegen beobachtete ich, dass bei Thieren, die mit Curare vergiftet sind, zuweilen ein Stadium der Vergiftung vorkommt, wo Reizung des Vagus den Herzschlag nicht verlangsamt, sondern beschleunigt. Nach der Hemmungstheorie würde sich dies, ebenso wie die Erscheinungen bei Temperaturerhöhung, aus einem ungleichzeitigen Absterben der hemmenden und der erregenden Ganglien im Herzen erklären lassen. Im Uebrigen verändert das genannte Gift die Herzbewegungen nicht merklich, und die letzteren dauern nach der sehr bald eintretenden Lähmung der Muskelnerven fort, ohne Zweifel, weil das Gift die Herzganglien selber längere Zeit intact lässt. Reizung des centralen Stumpfes vom nervus vagus beschleunigt, wenn das Gehirn erhalten blieb, gewöhnlich den Herzschlag. Man hat dies früher so gedeutet, dass der Vagus mit dem Centralorgan innerhalb des Herzens zu einer Art Hemmungsreflex, mit dem Centralorgan innerhalb des verl. Marks aber zu einem Erregungsreflex verbunden sei. Nach v. Bezold ist jedoch auch die letztere Verbindung als Hemmungsreflex zu betrachten. Denn nach Entfernung des grossen Gehirns beobachtete er, wie oben bemerkt, auf Reizung des centralen Vagusstumpfes nicht mehr Beschleunigung, sondern Verlangsamung des Herzschlags. Er führt daher die sonst eintretende Beschleunigung auf psychische Wirkung zurück. Ueber den Einfluss des Halssympathicus existirten früher sehr widersprechende Angaben. Während nach Henle, Bernard u. A. Reizung des Sympathicus beschleunigend auf den Herzschlag wirken sollte, sah Ludwig gar keine Wirkung, R. Wagner aber Verminderung der Pulsfrequenz. Erst v. Bezold hat für diese abweichenden Angaben die Erklärung gegeben. Derselbe Beobachter fand, dass Reizung des verl. Marks ebenso wie Reizung des Halssympathicus den Herzschlag beschleunigt; er sah aber ausserdem, dass diese Wirkung fortdauerte, selbst wenn der Halssympathicus zuvor auf beiden Seiten durchschnitten war, ja dass die Reizung einer oben und unten isolirten Rückenmarksstelle bis herab zum 3—4. Lendenwirbel oder directe Reizung des Brust- oder Lendengrenzstrangs denselben Erfolg hervorrief. v. Bezold schloss hieraus, dass der Halssympathicus nur ein Theil der excitirenden Herznerven sei, dass ein anderer Theil derselben aus dem verl Mark in das Rückenmark und durch den Brust- und Lendengrenzstrang zum Herzen trete. Dagegen hat Goltz darauf hingewiesen, dass die in Rede stehenden Erscheinungen auch aus der Erregung der Gefässnerven und der in Folge dessen veränderten Blutfülle der grossen Gefässe erklärt werden könnten, und Ludwig und Thiry haben in der That für diese Erklärung überzeugende Beweise beigebracht, auf die wir bei der Innervation der Gefässe (§. 123) zurückkommen. v. Bezold hat nun neuerdings die hier zur Geltung gebrachte Wirkung der vasomotorischen Nerven zugegeben, aber neue Versuche ausgeführt, welche neben ihr die Wirkung cerebrospinaler Herznerven darzuthun scheinen.

Er setzte nämlich, indem er die Vagi, Sympathici, das Brustmark vom 1. — 3. Brustwirbel und die Verbindungen zwischen 1. — 3. Brustganglion des Sympathicus durchschnitt, alle vasomotorischen Nerven ausser Verbindung mit dem Gehirn. Wurde dann das verl. Mark gereizt, so nahm immer noch die Pulsfrequenz und um ein weniges auch der mittlere Blutdruck zu: diese Wirkungen blieben erst dann völlig aus, wenn ausserdem auch noch die Nerven in der Umgebung des Herzens zerstört waren Ueber die Veränderungen des Blutdrucks durch geänderte Innervation des Herzens vergl. das Nähere in § 120 *).

3) Pulsfrequenz. Die Häufigkeit der Herzschläge in einer gegebenen Zeit ist zum grössten Theil von den soeben erörterten Verhältnissen der Innervation abhängig. Ausserdem ist die grössere oder geringere Blutfülle der aus dem Herzen tretenden Gefässe, somit die unten (§. 123) zu besprechende Innervation der contractilen Gefässwandungen von wichtigem Einflusse. In letzterer Beziehung sei hier nur vorläufig bemerkt, dass im Allgemeinen die Verengerung der aus dem Herzen entspringenden Gefässe den Pulsschlag beschleunigt, die Erweiterung ihn verlangsamt, unter Umständen sogar das Herz völlig zum Stillstand bringt. Inwieweit im gegebenen Fall die einzelnen hier namhaft gemachten Factoren eine normale oder unter der Einwirkung störender Ursachen eine abnorme Pulzfrequenz bestimmen, ist eine schwierige, oft nicht zu beantwortende Frage, da eine und dieselbe Erscheinung aus sehr verschiedenen Ursachen entspringen kann. So kann z. B. eine Verlangsamung des Herzschlags ebensowohl durch Erregung des hemmenden wie durch Lähmung des excitirenden Centrums im Gehirn oder im Herzen oder durch Blutüberfüllung der Gefässe bedingt sein; diese verschiedenen Ursachen können zusammenwirken, und jede derselben kann selbst wieder von mannigfaltigen Verhältnissen abhängen. Es ist daher erklärlich, dass wir die normalen Schwankungen der Pulsfrequenz, wie sie durch Geschlecht, Alter, Tageszeit, Nahrungsaufnahme u. s. w. bedingt sind, bis jetzt nicht auf ihre Ursachen zurückführen können, und dass wir uns hinsichtlich der pathologischen Abweichungen zumeist auf Hypothesen angewiesen sehen.

Nach Rameaux nimmt mit zunehmender Körperlänge die Pulsfrequenz ab. Der Puls der Frauen ist schneller als derjenige der Männer. Bis gegen das 20. Lebensjahr sinkt der Puls mit zunehmendem Alter, nach Volkmann im Mittel

*) Ed Weber, Art. Muskelbewegung, Handwörterb. der Physiologie Bd. 3. Budge, Archiv f. physiol. Heilk., 1846 Schiff, Moleschott's Untersuchungen Bd 6 u. 9. Moleschott, ebend. Bd. 7. Pflüger, Unters. aus dem Bonner Laboratorium, 1865. von Bezold, die Innervation des Herzens, Leipzig 1863, Jenaische Zeitschr. I und Verhandl. der Würzburger Ges., 1867. Wundt, Verhandl. des naturhist.-med. Vereins in Heidelberg, 1859. Traube, Ann. der Charité, 1851 u. 52, allgem. med. Centralztg., 1863 u. 64. Landois, Berliner klin. Wochenschr. 1864. Vergl. ausserdem die Citate zu §. 123.

von 134 (im 1. Lebensjahr) bis auf 70 (im 22. Lebensjahr), später nimmt er dann wieder etwas zu (79 im 80. Lebensjahr). Ein Aderlass steigert die Pulsfrequenz. Ebenso wirkt nach Lichtenfels und Fröhlich das Tragen von Gewichten und noch mehr Ermüdung in Folge von Muskelanstrengungen. Ueber die Abhängigkeit der Pulsfrequenz von der Tageszeit und von der Nahrungsaufnahme haben Fröhlich und Lichtenfels Untersuchungen angestellt. Um die Abhängigkeit von der Tageszeit, unabhängig von der Nahrung, zu erhalten, bestimmten sie die stündliche Pulsfrequenz an Hungertagen. Dieselbe sank von Morgens (10 Stunden nach der letzten Nahrung) an bis gegen Mittag sehr rasch und erhob sich dann wieder langsamer und nur um wenig Schläge bis gegen Abend. Sehr bedeutend wird dieser Verlauf durch die Nahrungsaufnahme geändert. Unmittelbar nach dem Frühstück steigt die Pulsfrequenz sehr schnell auf ihr Tagesmaximum, dann sinkt sie langsam bis Mittag. Unmittelbar nach dem Mittagessen steigt sie wieder, aber langsamer und nicht so hoch als am Morgen. Hierauf fällt sie wieder bis zum Abendbrod, um nach diesem nochmals anzusteigen. Dieser Verlauf wird natürlich durch die Verlegung der Mahlzeiten abgeändert. Ebenso ist die Beschaffenheit der Nahrung auf die Raschheit und Grösse des Ansteigens von Einfluss*). Ueber den Zusammenhang der Pulsfrequenz mit den Athmungsbewegungen vgl. §. 129.

Unter den Giften, welche die Pulsfrequenz alteriren, scheinen die meisten direct auf die Herzganglien, andere auf die Vagusursprünge einzuwirken. Wir haben einige der wichtigeren, von denen sich dies annehmen lässt, oben unter 1 und 2 aufgeführt. Der Wirkung des Curare wurde ebenfalls schon gelegentlich gedacht, Das Nicotin scheint hauptsächlich die erregenden Apparate im Herzen zuerst zu reizen, dann zu lähmen, da Pulsfrequenz und Blutdruck selbst nach Durchschneidung der Vagusnerven anfangs zu- und dann abnehmen (Traube, Rosenthal). Noch bedeutender ist die erregende Wirkung des Upas Antiar (Alfermann, Neufeld) und des Veratrin (v. Bezold), beide erzeugen einen förmlichen Ventrikeltetanus. Dagegen bewirkt das Extract der Calabarbohne dieselben Erscheinungen wie die Vagusreizung, nämlich Verlangsamung des Pulses und Sinken des mittleren arteriellen Drucks; da auch hier die Erscheinungen nach der Vagusdurchschneidung fortdauern, so muss man wohl annehmen, dass eine Reizung der hemmenden Ganglien innerhalb des Herzens vorliegt (Lenz)**).

Theorie der Herzinnervation. Obgleich uns zu einer abschliessenden Theorie noch nicht die hinreichenden Erklärungsgründe zu Gebote stehen, so mag es doch zweckmässig sein, die ermittelten Thatsachen zu einer vorläufigen Vorstellung über die Ursachen der rhythmischen Herzaction zu verwerthen. Wir können bei diesem Versuch von folgenden Sätzen ausgehen: 1) die Centralorgane für die Herzbewegungen liegen im Herzen selber, die äussere Innervation vermag aber auf dieselben je nach den besondern Zuständen des Organismus regulirend einzuwirken; 2) jene Centralorgane sind hemmende und erregende; 3) sauerstoff-

*) Volkmann, Hämodynamik. Fröhlich und Lichtenfels, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 3.

**) Traube, med. Centralztg. 1863. Rosenthal, Archiv f. Anatomie und Physiol., 1865. v. Bezold, Studien des Würzburger Instituts, 1867. Neufeld, Studien des Breslauer Instituts, 1865. Lenz, über die Calabarbohne, Dissertation, Zürich 1864.

haltiges Blut wirkt auf die erregenden Organe als Reiz ein. Die Ergebnisse des Stannius'schen Versuchs scheinen anzudeuten, dass sowohl die bewegenden wie die hemmenden Apparate innerhalb des Herzens sich in einem Zustande dauernder Reizung befinden. Dabei kann aber ohne Zweifel die Intensität dieser Reizung wechseln, so dass bald die Erregung bald die Hemmung im Uebergewicht ist. Die verhältnissmässig einfachste Vorrichtung, durch welche dieser Wechsel in regelmässiger Folge möglich wäre, würde darin bestehen, dass die mit der Erregung verbundene Contraction eine Reizung der hemmenden, die mit der Erschlaffung verbundene Bluterfüllung des Herzens dagegen eine Reizung der erregenden Apparate bedingt. Diese Annahme erscheint nun in der That plausibel, denn 1) löst eine einmalige Herzcontraction leicht eine längere Folge von Pulsationen aus, wie man bei der Reizung eines zum Stillstand gebrachten Herzens oft beobachten kann, sodann wird 2) die Herzsubstanz durch die Füllung der Coronararterien bei der Diastole (§. 116) mit Blut getränkt, und der Verschluss der Coronararterien schwächt sehr beträchtlich die Herzaction. Wir nehmen sonach an, die hemmenden Apparate im Herzen würden jeweils durch die systolische Contraction der Muskelsubstanz, die erregenden Apparate aber durch die diastolische Erweiterung innervirt, wobei die Bluterfüllung den Reiz steigert. Die Art wie Vorhofs- und Kammercontraction auf einander folgen, liesse sich möglicher Weise schon hervorgebracht denken durch die kürzere Dauer der Vorhofssystole, die ihrerseits wahrscheinlich von der Form der Muskulatur abhängt; der früher erschlaffte Vorhof müsste, wenn alle andern Bedingungen die gleichen sein sollten, sich auch früher wieder von neuem contrahiren.

Dass die Reizung oder Lähmung der äusseren mit den nervösen Centralorganen in Verbindung tretenden Nerven in der Regel nur den Rhythmus der Herzbewegungen verändert, erklärt sich leicht aus der obigen Theorie. Wir können uns nach derselben den Reizungszustand der erregenden und hemmenden Apparate in einen constanten und in einen variabeln Theil zerlegt denken. Wird nun z. B. die constante Innervation der hemmenden Apparate durch Reizung des Vagus um einen gewissen Bruchtheil gesteigert, so wird die erregende Innervation beträchtlicher und desshalb länger anwachsen müssen, um zu überwiegen, d. h. die Pulsationen werden verlangsamt, und endlich, wenn der Zuwachs zur constanten Innervation eine gewisse Grenze überschreitet, verbleibt das Herz in diastolischem Stillstand. Aehnlich vermögen wir durch Reizung des Sympathicus die constante Innervation der erregenden Apparate zu erhöhen; aber nur mit Zuhülfenahme anderer Einwirkungen (Wärme, gewisse Gifte), welche, wie es scheint, die constante Innervation der hemmenden Apparate herabsetzen oder aufheben, gelingt es hier eine dauernde systolische Contraction zu erhalten.

Wenn nun die äusseren Herznerven bis zu einem ziemlich beträchtlichen Grade dauernd erregt sein können, ohne dass dies einen andern Einfluss als eine Veränderung der Frequenz und der Stärke der Herzpulsationen zur Folge hat, so wird auch während des Lebens eine dauernde Erregung jener äussern Herznerven stattfinden können. In der That ist dies in Bezug auf die hemmenden Fasern des nervus vagus erwiesen, da Durchschneidung dieses Nerven den Herzpuls beschleunigt; aber auch bei den excitirenden Herznerven ist das gleiche Verhältniss nicht unwahrscheinlich Auf das hemmende Centrum des verlängerten Marks wirkt die Blut-CO_2, auf das erregende vielleicht, wie im Herzen, der O als continuirlicher Reiz ein. Wir können uns somit vorstellen, dass die constante Innervation der erregenden und hemmenden Apparate des Herzens durch ihre

Verknüpfung mit den Centralorganen des Nervensystems einen Zuwachs erhält. Dieser Zuwachs kann sich je nach den Zuständen der Centralorgane entweder momentan oder dauernd verändern, und hierdurch mag ein grosser Theil der oben erwähnten Schwankungen der Pulsfrequenz verursacht werden. Die seither gebräuchliche, aber mit den Erfolgen der Reizung und Durchschneidung der Herznerven schwer vereinbare Annahme, dass die centrale Herzinnervation selbst rhythmisch sei, wird bei den hier angedeuteten Vorstellungen entbehrlich.

B. Blutbewegung in den Gefässen.

§. 118. Bau und Eigenschaften der Gefässe.

Ueber die Structur der Gefässwandungen haben wir im §. 19 bereits gehandelt. Hier haben wir den Bau und die Eigenschaften der Gefässe nur insofern in Betracht zu ziehen, als die Blutbewegung dadurch bestimmt wird.

Das ganze Gefässsystem stellt sich dar als ein System vielfach verzweigter, allseitig geschlossener elastischer Röhren. Indem die grossen Arterien sich verzweigen, wird der Gesammtdurchmesser der aus jedem Stamm hervorgehenden Zweige grösser als der Durchmesser dieses Stamms selber. So erfährt das Lumen des ganzen Gefässsystems gegen die Capillaren hin eine fortschreitende Erweiterung, und die weiteste Stelle bildet das Capillarsystem. Beim Uebergang in die Venen verengert sich wieder der Gesammtdurchmesser, doch ist der Querschnitt der in das Herz einmündenden grossen Venen noch immer grösser als der Querschnitt der aus demselben austretenden grossen Arterien. Dies gilt sowohl für das grosse wie für das kleine Kreislaufsystem, nur ist die Erweiterung des Strombettes, die das letztere in den Capillaren erfährt, weit unbeträchtlicher.

Von den drei Gewebselementen, welche die Gefässhäute zusammensetzen, dem Bindegewebe, den Muskellagen und den elastischen Membranen, bilden nur die letztgenannten die Membran der Haargefässe. An den Arterien und Venen betheiligen sich alle drei, aber in verschiedenem Maasse. In der Haut der Arterien sind die Muskellagen am mächtigsten, in der Haut der Venen sind verhältnissmässig die elastischen Elemente und das Bindegewebe im Uebergewicht. Ueberhaupt aber ist die Haut der Venen dünner und schlaffer als diejenige der Arterien.

Durch ihre elastischen Membranen und ihre Muskellagen empfangen die Gefässhäute eine sehr vollkommene Elasticität. Die elastischen Membranen sind übrigens weniger dehnbar als die Muskellagen. Der Elasticitätscoëfficient der Arterien ist daher wegen des grösseren Reichthums derselben an Muskeln kleiner als derjenige der Venen, und der Elasticitätscoëfficient der Haargefässe ist wahrscheinlich am grössten. Trotzdem sind die Venen nachgiebiger, da sie dünnere Wandungen besitzen als die Arterien von entsprechender Grösse.

Den Elasticitätscoëfficienten der Arterie fand ich = 72,6, denjenigen der Vene = 94,9 Gr., den Elasticitätscoefficienten einer elastischen Platte aus der Haut der Aorta allein = 161,0 Gr. An Arterien sowohl als Venen ist ferner nach meinen Messungen die Elasticität in der Längenrichtung der Wandung grösser als in der Quere. So war der Elasticitätscoëfficient der Aorta im Mittel aus mehreren Versuchen in der Länge 60,1, in der Quere 38,1, der Elasticitätscoëfficient der Jugularis in der Länge 97,4, in der Quere 47,0 Gr. Auch die Cohäsion der Venen ist nach Wertheim grösser als diejenige der Arterien. Die Angabe Volkmann's, dass die Carotis einen stärkeren Quecksilberdruck aushielt, ohne zu zerreissen, als die Jugularis desselben Thieres steht damit nicht in Widerspruch, da die Dicke der Wandung nicht dabei in Betracht gezogen wurde*).

§. 119. Allgemeine Gesetze der Bewegung von Flüssigkeiten in Röhren.

Um die Erscheinungen der Blutbewegung im Gefässsystem zu verstehen, ist es erforderlich, zuvor die Gesetze der Flüssigkeitsbewegung in einem Röhrensystem überhaupt ins Auge zu fassen. Der einfachste Fall, von dem wir hier ausgehen können, ist die Bewegung einer unter einem bestimmten Druck stehenden Flüssigkeit in einer Röhre mit starrer, unelastischer Wandung. Hieran schliesst sich der verwickeltere Fall einer Flüssigkeit, die, wie das Blut, durch Druckkräfte in einem elastischen Rohre bewegt wird.

1) Flüssigkeitsbewegung in starren Röhren. Am Boden eines Druckgefässes (Fig. 38) befinde sich seitlich ein Ausflussrohr. Die

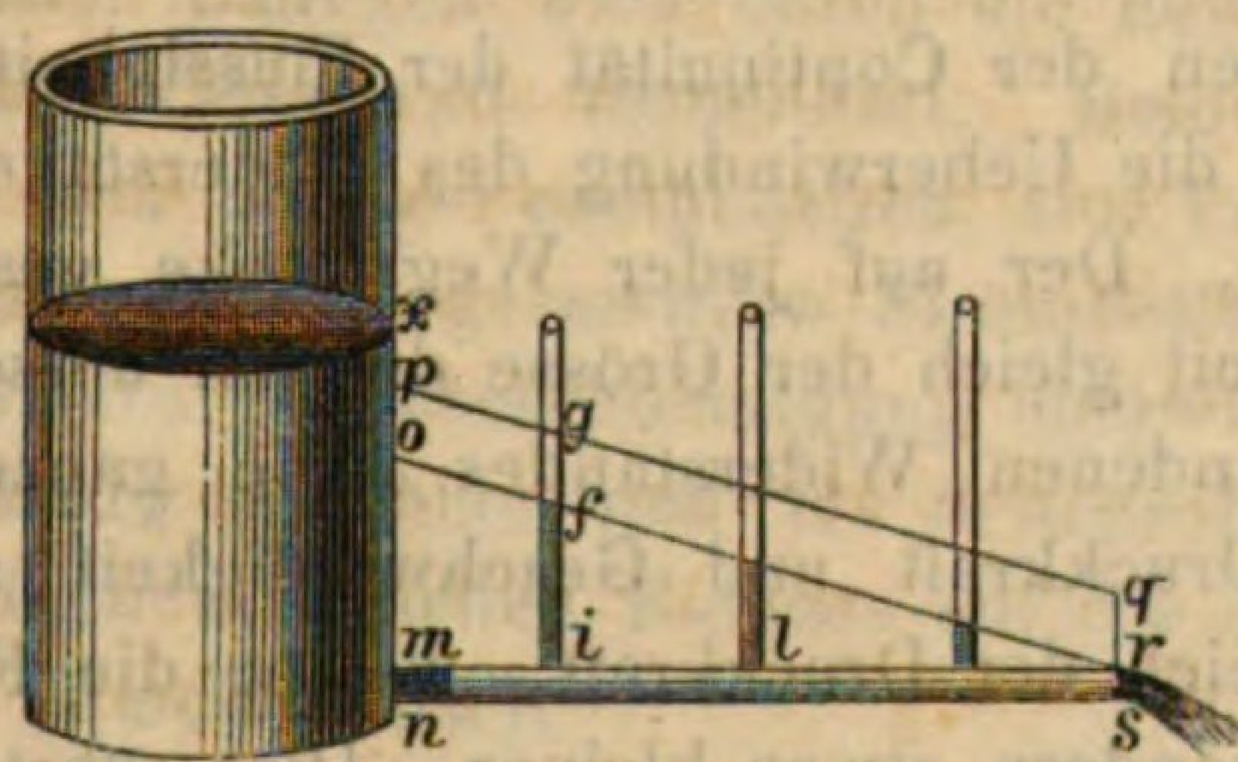


Fig. 38.

Flüssigkeit in dem Gefäss werde immer auf gleicher Höhe erhalten, so dass der Druck, unter welchem die Flüssigkeit steht, ein constanter ist. Dann ist die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Flüssigkeit in dem Rohr bewegt, auf allen Punkten desselben gleich gross. Sie ist, so lange der Durchmesser des Rohrs bei gegebener Länge eine gewisse Grenze nicht übersteigt, proportional dem am Anfang des Rohrs stattfindenden Druck, seinem Querschnitt und umgekehrt proportional seiner Länge; ausserdem ist sie abhängig von der Beschaffenheit der

*) Wertheim, annales de chimie et de physique, 3. sér. t. XXI. Volkmann, Hämodynamik, §. 142. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung.

Flüssigkeit. Die Druckkraft dagegen, welche die Theilchen der Flüssigkeit gegen einander ausüben, und welche als Seitendruck gegen die Wand gemessen werden kann, nimmt ab proportional der Entfernung von der Einflussöffnung. Setzt man daher bei i, l auf die Wand senkrechte Röhren ein, so nimmt die Höhe, bis zu welcher in diesen die Flüssigkeit ansteigt, proportional der Entfernung von der Einflussöffnung ab. Die Abnahme der in der Flüssigkeit vorhandenen Druckkraft wird daher durch die Gerade o r dargestellt, welche die Höhen der in den Röhren angestiegenen Flüssigkeit mit einander verbindet. Will man die Gesammtgrösse der in jedem einzelnen Querschnitt der Röhre vorhandenen Kräfte messen, so muss man zu der Druckkraft, welche durch die Höhen m o, i f repräsentirt ist, die als Geschwindigkeit auftretende lebendige Kraft addiren. Diese letztere ist überall gleich gross, sie lässt sich also für jeden Querschnitt durch die auf die Linien m o, i f aufgesetzten Linien o p, f g darstellen. Man denkt sich hierbei die lebendige Kraft der Bewegung in Druckkraft zurückübersetzt: wie der Druck in i durch eine Flüssigkeitssäule von der Höhe i f, so ist die dort und in der ganzen Röhre vorhandene Geschwindigkeit durch eine Flüssigkeitssäule von der Höhe f g zu Stande gekommen. Die Abnahme, welche die Gesammtsumme der Kräfte erfährt, wird durch die Gerade p q, welche der Geraden o r parallel ist, ausgedrückt. Diese Abnahme kann nur ihren Grund haben in dem Widerstand, welchen die Flüssigkeit in Folge der Reibung der Flüssigkeitstheilchen an einander findet. Da aber die Abnahme der Kräfte bloss die Druckkraft treffen kann, während die Geschwindigkeit wegen der Continuität der Flüssigkeit constant bleiben muss, so kann auch die Ueberwindung des Widerstandes nur durch die Druckkraft geschehen. Der auf jeder Wegstrecke geschehende Verlust an Druckkraft ist somit gleich der Grösse des auf derselben Wegstrecke in der Röhre vorhandenen Widerstandes. Die ganze im Anfang der Röhre vorhandene Druckkraft und Geschwindigkeit m p ist übrigens nicht vollkommen gleich der Druckkraft, welche die Flüssigkeit in dem Druckgefäss ausübt, sondern etwas kleiner. Dies rührt davon her, dass die Flüssigkeit an der Einflussstelle in die Röhre einen Widerstand findet. Die Linie p q trifft daher das Gefäss an einem Punkte, der etwas unter dem Niveau der in demselben befindlichen Flüssigkeit liegt. Die Höhe m o bezeichnet man als Druckhöhe, o p als Geschwindigkeitshöhe und p x als Höhe des Uebergangswiderstandes.

Die eben erörterten Gesetze ändern sich, wenn die Röhre, in welcher die Flüssigkeit sich bewegt, ihren Durchmesser ändert oder sich verzweigt. In einer Röhre, deren Durchmesser sich sprungweise ändert, bleibt die Geschwindigkeit innerhalb eines jeden der gleich weiten Röhrenabschnitte constant, und der Druck fällt in jedem Röhrenabschnitt geradlinig. Da aber durch jeden Querschnitt der ganzen Röhre in gleichen Zeiten gleich viel fliessen muss, und doch

in einem grösseren Querschnitt mehr Theilchen Platz finden, als in einem kleinen, so verhalten sich die Geschwindigkeiten in den einzelnen Abschnitten der Röhre umgekehrt wie die Querschnitte derselben. Ferner tritt an der Einmündungsstelle eines engeren in einen weiteren Röhrenabschnitt wegen der hier stattfindenden Geschwindigkeitsverminderung eine dieser entsprechende Druckvermehrung und umgekehrt an der Einmündungsstelle eines weiteren in einen engeren Röhrenabschnitt wegen der stattfindenden Geschwindigkeitsvermehrung eine entsprechende Druckverminderung auf. Im Ganzen aber muss, wenn zwischen m und r (Fig. 38) Erweiterungen des Strombetts gelegen sind, die Druckhöhe m o am Anfang der Röhre kleiner sein, als in der nicht erweiterten Röhre, weil mit abnehmender Geschwindigkeit die Reibung der Flüssigkeitstheilchen an einander abnimmt, also der die Druckhöhe bestimmende Widerstand in den erweiterten Stellen geringer ist. Im selben Maasse als die Druckhöhe m o kleiner ist, muss aber die Geschwindigkeitshöhe o p grösser sein: durch eine Röhre mit Erweiterungen fliesst daher in derselben Zeit mehr Flüssigkeit als durch eine Röhre ohne Erweiterungen. Aendert sich der Querschnitt der Röhre nicht sprungweise, sondern allmälig, so stellen natürlich auch die Veränderungen des Drucks und der Geschwindigkeit nur allmälig sich ein. Wenn eine Röhre sich verzweigt und gleichzeitig der Gesammtquerschnitt sich vergrössert so ist das Resultat ein zusammengesetztes. Durch die Verzweigung wird ein Widerstand eingeführt, da der Flüssigkeitsstrom an den Verzweigungsstellen sich stösst. Dagegen wird durch die Erweiterung des Strombetts der gesammte Widerstand vermindert. Beide Einflüsse können sich offenbar mehr oder weniger compensiren. Der Versuch lehrt jedoch, dass wo eine Erweiterung des gesammten Strombettes eintritt, stets die durch letztere bewirkte Strombeschleunigung überwiegend ist, so zwar dass der Winkel, unter welchem sich ein Seitenrohr von einer Hauptröhre abzweigt, keinen merklichen Einfluss auf die stattfindende Strombeschleunigung hat (Jacobson).

Den Druck, welchen die in einer Röhre strömende Flüssigkeit ausübt, misst man, wie in Fig. 38 angedeutet ist, mittelst seitlich eingesetzter Druckröhren. Verlängert man die gerade Linie, welche durch die oberen Endpunkte der in diesen Druckröhren stehenden Flüssigkeit geht, bis an das Druckgefäss, so erhält man die Druckhöhe oder Widerstandshöhe (m o). Ludwig und Stefan hatten behauptet, die Spannung des Stroms sei nicht nach allen Richtungen gleich gross, da der Seitendruck beträchtlich abnehme, wenn man die Druckröhre der Axe des Stroms näher bringe. Jacobson hat diese Abnahme aus den Stromstörungen erklärt, welche die Einbringung der Manometerröhre veranlasst. Um die Geschwindigkeitshöhe zu bestimmen, muss man die Geschwindigkeit des Stromes kennen. Die Geschwindigkeit in 1 Secunde ist gleich dem Flüssigkeitsvolum, das in 1 Secunde ausfliesst, dividirt durch den Querschnitt der Röhre. Ein Flüssigkeitstheilchen aber, welches durch den Druck einer Flüssigkeitssäule o p in Bewegung kommt, erhält eine Geschwindigkeit, die ebenso gross ist, als

wenn das Theilchen von der Höhe o p herabgefallen wäre. Nach den Fallgesetzen ist nun, wenn o p die Fallhöhe ist und man mit v die Endgeschwindigkeit, mit g die Beschleunigung durch die Schwere bezeichnet, $o\,p = \frac{v^2}{4g}$. Hiernach lässt sich sowohl aus der Geschwindigkeitshöhe die Geschwindigkeit als aus der Geschwindigkeit die Geschwindigkeitshöhe berechnen.

Die Abhängigkeit, in welcher die Geschwindigkeit von dem Druck in dem Druckgefäss und den Dimensionen der Röhre steht, ist zuerst von Poiseuille für capillare Röhren aufgefunden und neuerdings von Jacobson auch für weitere Röhren bis zu einer gewissen Grenze bestätigt worden. Ueberschreitet der Querschnitt der Röhre diese Grenze, so geht zugleich das continuirliche in ein stossweises Ausfliessen über (Hagen). Hiernach gilt, wenn man mit p den Druck, mit r den Radius und mit l die Länge der Röhre, ferner mit R eine von der Beschaffenheit der Flüssigkeit abhängige Constante bezeichnet, die Gleichung $v = \frac{p}{R} \cdot \frac{r^2}{l}$. Diese Gleichung lässt sich theoretisch begründen, falls man annimmt, dass die Flüssigkeitstheilchen bei der Bewegung nur an einander, nicht an der Wandung sich reiben, dass also an der letzteren eine ruhende Flüssigkeitsschichte hängen bleibt. Wie aus Poiseuille's Versuchen hervorgeht, ist dies für Glaswände (und ohne Zweifel auch für die leicht benetzbaren thierischen Gefässwände) in der That richtig, während dagegen an Metallwänden nach Helmholtz und Piotrowsky eine Reibung stattfindet; für diesen Fall tritt dann an die Stelle der obigen eine zusammengesetztere Gleichung. Uebrigens gelten alle diese Beziehungen nur für gleich bleibende Temperatur. Mit steigender Temperatur nimmt die Geschwindigkeit beträchtlich zu*).

2) Flüssigkeitsbewegung in elastischen Röhren. Wenn durch eine Röhre mit ausdehnbarer und elastischer Wandung sich eine Flüssigkeit unter constantem Druck bewegt, so folgt dieselbe, sobald sich die Röhre so weit ausgedehnt hat, dass ihre elastische Kraft der Druckkraft das Gleichgewicht hält, den nämlichen Gesetzen wie eine Flüssigkeit in einer starren und unelastischen Röhre. Anders verhält es sich, wenn der Druck, der die Bewegung erzeugt, stossweise einwirkt. In diesem Fall dehnt unter dem Einfluss des Stosses zuerst der der Einflussöffnung nächste Röhrenabschnitt sich aus, um sich, sobald der Stoss aufhört, wieder zusammenzuziehen, indem er die Flüssigkeit in den ihm nächst gelegenen Abschnitt der Röhre eintreibt, so dass nun dieser sich ausdehnt. So muss in der Wandung der Röhre eine positive Welle sich fortpflanzen. Die Fortpflanzung dieser Welle geschieht um so rascher, eine je grössere elastische Kraft die Wandung besitzt, d. h. je weniger ausdehnbar die Röhre ist. Während die Welle vom Anfang zum Ende der Röhre sich fortpflanzt, wird zugleich durch den

*) Volkmann, Hämodynamik. Ludwig und Stefan, Wiener Sitzungsber. Bd. 32. Poiseuille, mémoires des savants étrangers, t. IX. Jacobson, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1860 u. 61. Helmholtz und Piotrowsky, Wiener Sitzungsber. Bd. 40. Wundt, med. Physik. §. 77 u. f.

Stoss die Flüssigkeit in derselben Richtung fortgetrieben. Da die Wellenbewegung des Rohres der Flüssigkeit sich mittheilt, so ist die Bewegung eines jeden Theilchens der letzteren aus der einfach fortschreitenden Bewegung und aus der Wellenbewegung zusammengesetzt. Man kann daher auch die Bewegung der ganzen Flüssigkeit in eine Strömungsbewegung und in eine Wellenbewegung zerlegen. Die resultirende Bewegung erhält man, wenn man beide zusammensetzt.

Die Erscheinungen der Strömungsbewegung in einer unelastischen Röhre bestehen, wie oben dargethan wurde, vorausgesetzt, dass dieselbe überall von gleichem Querschnitt ist, in einer constanten Geschwindigkeit und in einem proportional der durchlaufenen Länge abnehmenden Druck. Wird jedoch die Bewegung durch einen Stoss bewirkt, der bis zu einem Maximum zunimmt und dann wieder bis auf Null sinkt, so werden auch Druck und Geschwindigkeit zunehmen und wieder abnehmen, und zwar der Druck von einer gewissen Grösse an, da vorausgesetzt wird, dass die Röhre anfänglich schon unter einem gewissen Druck gefüllt ist, die Geschwindigkeit aber von Null an. Wiederholen sich nun jene Stösse periodisch, so werden auch die Zu- und Abnahmen des Drucks und das Entstehen und Verschwinden der Strömung periodisch sich wiederholen. Ist dagegen die Röhre elastisch, so wird durch die über dieselbe sich fortpflanzende Welle eine Reihe von Veränderungen des Querschnitts hervorgerufen. Nach den allgemeinen Gesetzen der Strombewegung in Röhren mit veränderlichem Querschnitt muss hierbei in jeder erweiterten Stelle (bei jedem Wellenberg) der Druck zunehmen und die Geschwindigkeit abnehmen, in jeder verengerten Stelle (bei jedem Wellenthal) der Druck abnehmen und die Geschwindigkeit zunehmen. Da die Welle eine sich bewegende Form ist, so müssen diese Druck- und Geschwindigkeitsveränderungen an jeder Stelle des Rohrs in einer fortwährenden periodischen Veränderung begriffen sein, die dem periodischen Verlauf der Welle entspricht. Die durch die Querschnittsveränderungen bedingten Schwankungen des Drucks und der Geschwindigkeit müssen sich ferner mit den Schwankungen, welche die stossweise Druckkraft für sich bewirkt, summiren, wobei jedoch zugleich diese unmittelbare bewegende Wirkung des Stosses wegen der Ausdehnbarkeit der Wandung geringer ist als in einer starren Röhre, da ein Theil der Druckkraft, welcher hier der Bewegung zu gute kommt, dort in der Ueberwindung der elastischen Kraft der Wandung verloren geht.

Wenn man auf diese Weise die durch den unmittelbaren Stoss bewirkte Geschwindigkeit und die durch die Wellen der elastischen Wand bewirkte Geschwindigkeit summirt, so ist klar, dass nur im Anfang der Röhre, unmittelbar hinter dem einwirkenden Stoss, die Bewegung eine intermittirende ist, d. h. aufhört, sobald der Stoss ein Ende hat, und wieder beginnt, sobald der Stoss wieder anfängt. Im weitern Verlauf der Röhre wird die Bewegung niemals ganz intermittirend, sondern

wenn die unmittelbar durch den Stoss in der Flüssigkeit bewirkte Bewegung aufhört, so wird die durch die Reaction der elastischen Wand erzeugte Bewegung noch eine Zeit lang andauern, und zwar bewegt sich die Flüssigkeit von dem Punkt an nicht mehr intermittirend, sondern bloss remittirend, wo ein neuer Stoss bereits anfängt, während die in der Wand verlaufende Welle noch nicht wieder zur Ruhe gekommen ist. Dieser Punkt liegt um so näher an dem Ort des Stosses, je häufiger die einzelnen Stösse auf einander folgen. Da nun der von der elastischen Wandung ausgeübte Druck von der ursprünglichen Stosskraft herstammt, so wird unter dem Einfluss der elastischen Wandung nur die in einer kurzen Zeit einwirkende Stosskraft auf eine grössere Zeit vertheilt. Offenbar muss diese Vertheilung um so gleichmässiger geschehen, je weiter man sich von der Stelle des Stosses entfernt. Von einem gewissen Punkte an muss daher der remittirende in einen continuirlichen Strom übergehen. Dieser Punkt, der ebenfalls dem Ort des Stosses um so näher rückt, je grösser die Häufigkeit der Stösse ist, muss an derselben Stelle liegen, an welcher die Wellen des elastischen Rohrs unmerklich geworden sind, da ein continuirlicher Strom nur in einer Röhre möglich ist, in der jeder einzelne Querschnitt unverändert bleibt. Wie die Schwankungen der Geschwindigkeit, so werden auch die Schwankungen des Drucks im Verlauf des Rohrs allmälig schwächer, bis endlich von dem Punkt an, wo die Wellen des Rohrs erlöschen, der Druck ähnlich wie in einer unelastischen Röhre continuirlich abnimmt.

Zur besseren Verdeutlichung des Obigen denken wir uns eine elastische Röhre mit einem Druckgefäss in Verbindung, aus welchem die Flüssigkeit stossweise in die Röhre eingelassen wird. Nach jedem Stoss soll am Ende der Röhre eine der eingelassenen entsprechende Quantität Flüssigkeit ausfliessen, so dass die gesammte Menge der in der Röhre enthaltenen Flüssigkeit nach Ablauf der Welle wieder die nämliche ist. Wäre die Flüssigkeit in einem continuirlichen Strome begriffen, so würde die Gerade a b (Fig. 39) die Veränderungen des Drucks und die ihr Parallele c d die constante Geschwindigkeit ausdrücken. Durch den Stoss und die Wellenschwingungen des Rohres erhält man für die Druckwerthe statt der Geraden a b die über dieser gezeichnete Wellenlinie, die eine stetig sich verändernde Form hat, indem in der nächsten Periode die jetzigen Wellenberge in Wellenthäler sich umgewandelt haben. Diese Wellenlinie schliesst sich allmälig vollständig der Geraden a b an. Die Schwankungen der Geschwindigkeit werden durch die über c d gezeichnete Wellenlinie ausgedrückt, deren Anfangspunkt die Ordinate Null hat, und die sich ebenfalls immer mehr der Geraden c d anschliesst. Die Gerade a b stellt die Veränderungen des mittleren Drucks dar, die ihr Parallele c d bezeichnet

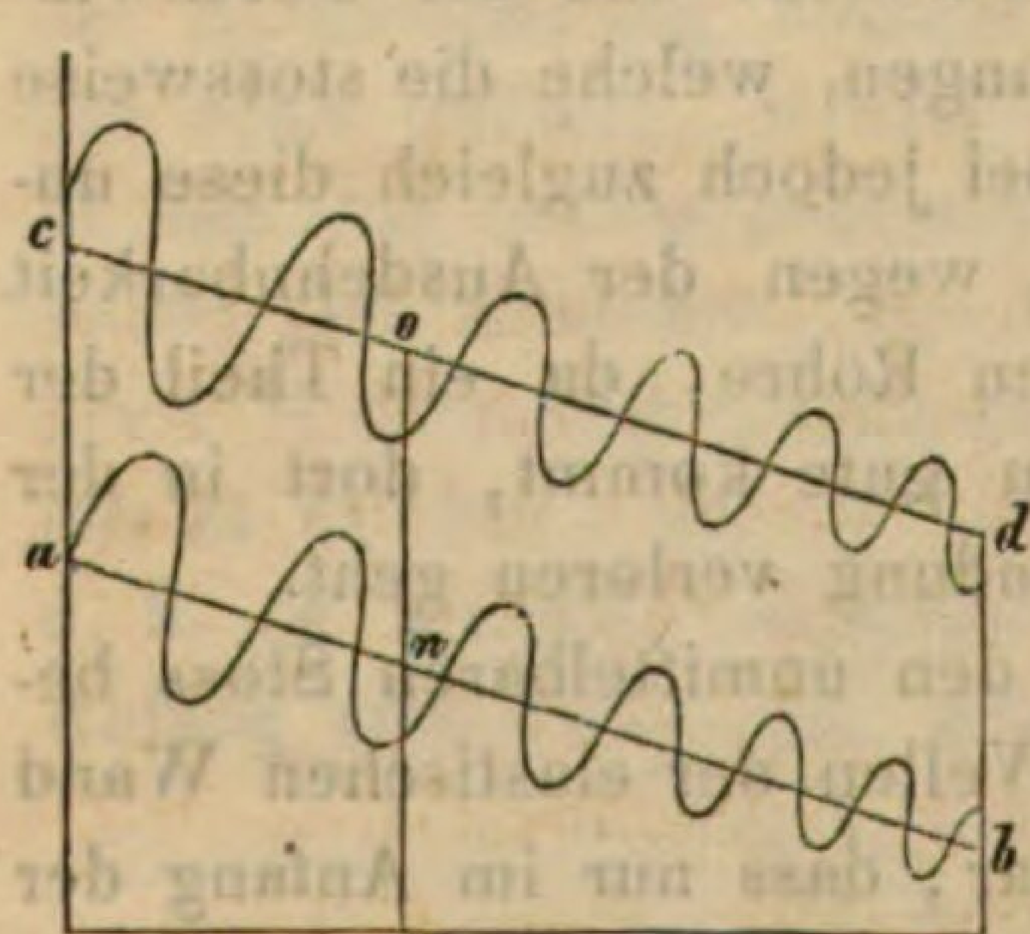


Fig. 39.

die constante mittlere Geschwindigkeit. Für einen beliebigen Punkt m der Röhre ist also m n der mittlere Druck und n o die mittlere Geschwindigkeit.

Die Zerlegung der Flüssigkeitsbewegung im elastischen Rohr in eine Strömungsbewegung und in eine Wellenbewegung, auf welcher die obigen Betrachtungen beruhen, lässt sich auf folgende Weise experimentell erläutern. Wenn man eine mit Flüssigkeit gefüllte elastische Röhre mit einem Druckgefäss verbindet und die Einflussöffnung des Druckgefässes, sowie die Ausflussöffnung der Röhre jede mit einem Hahn verschliesst, so erhält man, wenn der Hahn der Röhre geöffnet wird, der Hahn des Druckgefässes aber geschlossen bleibt, blosse Strömungsbewegung, da die Elasticität der Röhre, die in ihr enthaltene Flüssigkeit austreibt. Schliesst man hingegen den Hahn der Röhre und öffnet momentan den Hahn des Druckgefässes, so erhält man blosse Wellenbewegung, die, wenn sie das Ende der Röhre erreicht hat, wieder gegen den Anfang der Röhre zurückläuft, u. s. f. Hat man endlich den Hahn der Röhre offen und öffnet momentan den Hahn des Druckgefässes, wie dies in der obigen Auseinandersetzung angenommen wurde, so erhält man Strömungs- und Wellenbewegung combinirt.

Aus der vereinten Wirkung der Strömungs- und Wellenbewegung ergibt sich auch die Bahn, die ein jedes Theilchen einer im elastischen Rohr sich bewegenden Flüssigkeit beschreibt. Bei der blossen Strömungsbewegung würde sich jedes Theilchen geradlinig nach der Ausflussmündung fortbewegen. Bei der blossen Wellenbewegung würde jedes Theilchen eine elliptische, in sich zurücklaufende Bahn beschreiben. Jeder Wellenberg würde es nach vorwärts und aufwärts, jedes Wellenthal um ebenso viel nach rückwärts und abwärts bewegen. Sind nun Strömungs- und Wellenbewegung mit einander combinirt, so muss sich auch für jedes Theilchen die fortschreitende mit der elliptischen Bahn combiniren. Unter dem Einfluss der positiven Welle einer elastischen Röhre würde also ein Theilchen etwa die Bahn a c (Fig. 40) beschreiben. Diese ganze Curve zeigt die

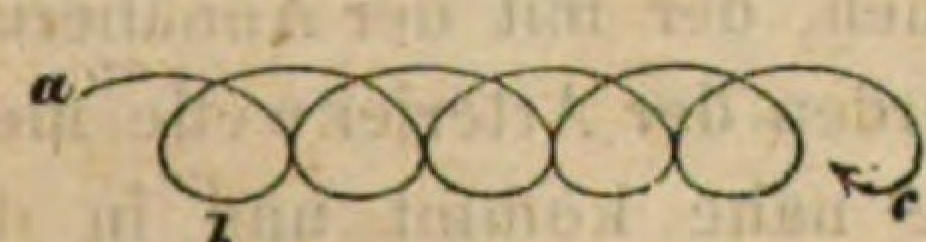


Fig. 40.

Bahn eines Theilchens während sechs auf einander folgender Wellen, a b entspricht einer einzigen Welle*).

§. 120. Bewegung des Blutes unter dem Einfluss der Herzkraft.

Nachdem wir die allgemeinen Gesetze festgestellt haben, nach welchen die Blutbewegung zu beurtheilen ist, gehen wir zur Ermittelung der besonderen Bedingungen über, die sich für dieselbe im Organismus vorfinden. Die wichtigste dieser Bedingungen ist die rhythmische Bewegung des Herzens.

Jeder Ventrikel wirft bei seiner Systole eine Quantität Blut in die Arterien, und jeder Vorhof nimmt während der Dauer eines Herzschlags

*) E. und W. Weber, Wellenlehre. Volkmann, Hämodynamik. Wundt, med. Physik §. 85 u. f.

die gleiche Quantität Blut aus den Venen auf. Während aber die Ventrikelcontraction eine positive Welle in den Arterien erzeugt, die sich bis an die Grenzen des Capillarsystems fortpflanzt, bedingen Systole und Diastole der Vorhöfe nur äusserst geringe, in der Regel schon an den grossen Venenstämmen nicht mehr nachweisbare Druckschwankungen. Dagegen besteht an der Einmündungsstelle der Venen in das Herz ein constanter negativer Druck, der vielleicht durch die plötzliche Erweiterung des Strombetts an dieser Stelle bedingt ist, und durch den eine dauernde Saugkraft auf das Venenblut ausgeübt werden muss. Ausgebildete Ventile besitzt desshalb auch die Herzpumpe nur an den beiden Mündungen eines jeden Ventrikels. Indem der Schluss der Semilunarklappen das Zurückstürzen des Arterienblutes ins Herz bei der Diastole, der Schluss der Zipfelklappen das Einstürzen des Ventrikelblutes in die Venen bei der Systole verhindert, erhält die Arterienwelle ihre constante Richtung, bleibt das Blut in den Arterien fortwährend unter einem beträchtlichen positiven Druck und erfährt das continuirliche Einfliessen des Venenblutes in das Herz keine Störung. Darauf dass auch die Vorhofscontractionen vermöge ihres Verlaufs von der Veneneinmündung nach der Ventrikelbasis nur ein Minimum solcher Störung bewirken können, haben wir in §. 116 schon hingewiesen. Vermöge dieses ganzen Verhältnisses der Herzpumpe zu dem Gefässsystem muss, nach den vorhin erörterten Principien der Flüssigkeitsbewegung in einem System elastischer Röhren, an der Einmündungstelle der Ventrikel in die grossen Arterien ein intermittirender, in den übrigen Arterien ein remittirender Strom entstehen, der mit der Annäherung an das Capillarsystem mit dem Schwächerwerden der Arterienwelle mehr und mehr einem continuirlichen Strome nahe kommt und in den Capillaren wirklich in einen solchen übergeht. In den Venen erhält sich der continuirliche Strom bis zur Einmündungsstelle in das Herz, und die an der letzteren vorkommenden minimalen Druck- und Geschwindigkeitsschwankungen sind für die Mechanik des Kreislaufs jedenfalls ohne wesentliche Bedeutung. Wenn nun auf zwei Punkten eines Röhrensystems Druckunterschiede stattfinden, so entsteht, wie wir gesehen haben, ein Flüssigkeitsstrom von dem Punkte höheren zu dem Punkte niedrigeren Drucks, so lange bis die Druckunterschiede ausgeglichen sind. In jedem der beiden Kreislaufsysteme besteht ein solcher Druckunterschied, indem das Blut in den Arterien unter einem bedeutenden positiven Druck, das Blut an den Ausmündungsstellen der Venen aber unter einem schwachen negativen Druck sich befindet. Es muss daher ein ausgleichender Flüssigkeitsstrom von den Arterien nach den Venen entstehen. Denken wir uns nach einer einmaligen Ventrikelcontraction die Herzpumpe still stehen, so würden nach einiger Zeit die Druckunterschiede ausgeglichen sein, das Blut würde zur Ruhe kommen. Nun wiederholen sich aber die Herzcontractionen in regelmässiger Folge, so dass einerseits der continuirliche Ab-

fluss des Venenblutes nie eine Unterbrechung erfährt, hier also der annähernd constante negative Druck immer erhalten bleibt, anderseits aber in den grossen Arterien fortwährend positive Druckschwankungen neu erzeugt werden, und zwar Druckschwankungen von solcher Grösse, dass die von ihnen hervorgerufene Schlauchwelle jeweils bis in die kleinen Arterien hineinreicht. Die mechanische Eigenthümlichkeit des circulatorischen Apparats besteht sonach darin, dass das Herz eine Druckpumpe darstellt, welche durch die Druckunterschiede, die sie bei ihrer Arbeit erzeugt, einen in sie zurückmündenden Strom unterhält. Dass das Herz der höheren Thiere sich zu einer doppelten Pumpe gestaltet, die zwei an ihren Ausflussöffnungen mit einander communicirende Röhrensysteme, das grosse und kleine Kreislaufsystem mit Flüssigkeit speist, ist eine physiologische Vervollkommnung, die das Wesen der Mechanik des Kreislaufs nicht berührt.

Zur näheren Auswerthung der mechanischen Kräfte der Blutbewegung ist die numerische Bestimmung der an den verschiedenen Punkten, namentlich am Anfang und Ende der beiden Röhrensysteme vorhandenen Druckgrössen erforderlich. Da sich das Blut innerhalb der Arterien in Wellen bewegt, so finden wir in ihnen einen variabeln, mit jeder ankommenden Welle ansteigenden und dann wieder sinkenden Druck: es ist hier von Wichtigkeit nicht blos den Verlauf der Druckschwankung zu kennen sondern auch den mittleren Druck zu bestimmen, da letzterer verglichen mit dem am Ende des Venensystems herrschenden constanten Druck den durchschnittlichen Druckunterschied ergibt, der die Bewegung des Blutstromes unterhält.

Nach Messungen, die mittelst in die Seitenwand der Gefässe eingeführter Manometer ausgeführt wurden, beträgt der mittlere Blutdruck in den grossen Arterien des Menschen (nach Beobachtungen an Amputirten) 120 bis 110 Mm. Quecksilber (Faivre), beim Pferde schwankt der gefundene Mitteldruck zwischen 320 und 110, beim Hunde zwischen 190 und 170, beim Kaninchen zwischen 90 und 50 Millim. Hg (Ludwig). In der Vena anonyma sinistra des Schaafes und ihren Hauptästen (Jugularis sin., Subclavia) fand Jacobson einen negativen Mitteldruck von 0,1 bis 0,6, dieser geht jedoch schon in den grösseren Venen in einen positiven Druck über: der letztere betrug z. B. in der Ven. brachialis 4,1, in der Ven. Cruralis 11,4 auch die Jugularis dextra zeigte einen positiven Druck (+ 0,2). In der Lungenarterie bestimmten Ludwig und Beutner den mittleren Druck bei Kaninchen zu 22, bei Katzen zu 17, bei Hunden zu 29 Millim. Der Druck in den kleineren Arterien und Venen sowie in den Capillaren hat bis jetzt noch nicht ermittelt werden können. Aus der nach §. 122 zu bestimmenden Blutgeschwindigkeit in den Arterien und im Capillarsystem lässt sich aber, unter Anwendung der in §. 119 gefundenen Beziehung zwischen Geschwindigkeit und Druck, entnehmen, dass der letztere vom Herzen bis zu den kleinen Arterien

nur etwa im Verhältniss von 1,2 : 1 sich ändert, während er nach den obigen Bestimmungen von hier an bis zu den grossen Venen etwa im Verhältniss von 20 : 1 sinkt.

Die zeitlichen Schwankungen des Blutdrucks in den Arterien hängen wesentlich ab von der Frequenz und Intensität der Herzcontractionen. Wenn die Herzbewegungen langsam auf einander folgen und energisch sind, so unterscheiden sich Maximum und Minimum des Drucks sehr beträchtlich von dem Mitteldruck. Die Spannungen in einer grösseren Arterie haben dann den in Fig. 41 gezeichneten Verlauf,

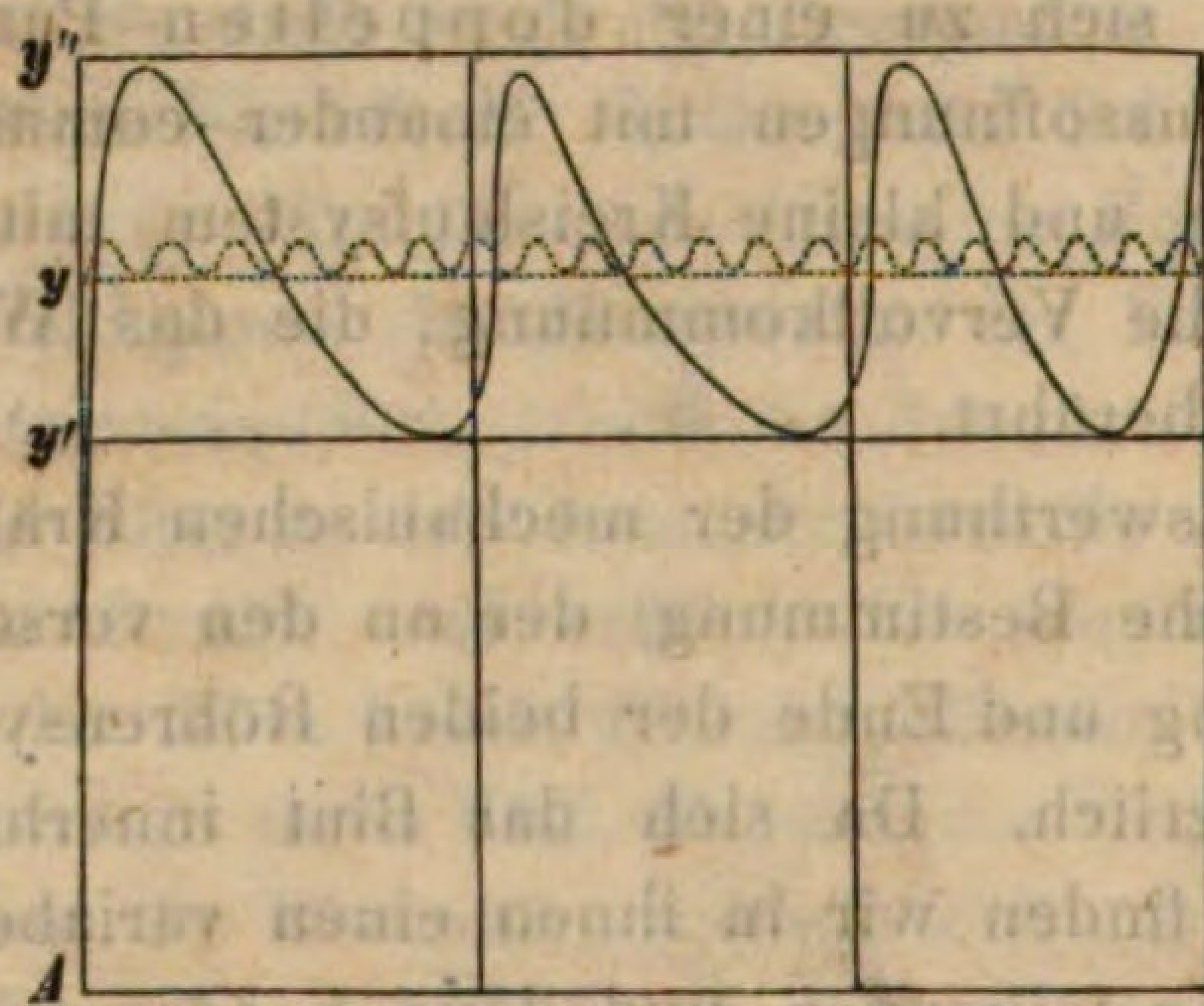


Fig. 41.

in welcher die Ordinate Ay den mittleren Druck, Ay' das Minimum und Ay'' das Maximum des Drucks bezeichnet. Zugleich rückt, je seltener die Herzschläge werden, der Punkt, wo die Druckschwankungen einem constanten Druck Platz machen, um so weiter hinaus. Bei der grössten Verminderung der Herzschläge bewegt sich daher das Blut sogar in den Capillaren und Venen pulsirend. Den umgekehrten Erfolg hat eine sehr erhöhte Frequenz der Herzbewegungen. Durch diese bekommen die Spannungen in einer grösseren Arterie den in Fig. 41 mit punktirten Linien angedeuteten Verlauf. Maximum und Minimum des Drucks weichen nur wenig von dem mittleren Druck Ay ab. Dieser Mitteldruck selber ist aber, sogar wenn die einzelnen Hercontractionen von geringer Energie sind, beträchtlicher als der durch seltenere Herzbewegungen erzeugte Mitteldruck. Ebenso tritt hier schon näher dem Herzen der Punkt auf, wo die Spannung constant wird. Man besitzt in der Innervation des Vagus ein Mittel, um die beiden hier dargestellten Extreme der Druckschwankung hervorzubringen. Reizung des Vagus gibt die stärkeren und langsameren Schwankungen mit dem geringeren Mitteldruck, Durchschneidung dieses Nerven gibt die schwächeren und rascheren Schwankungen mit dem grösseren Mitteldruck. Wenn aber der Mitteldruck in dem arteriellen System steigt, so muss er gleichzeitig im venösen System sinken und umgekehrt, da der gesammte Druck, den das Blut im ganzen Gefässsystem ausübt, sich nicht ändern kann, so lange die Blutmenge dieselbe bleibt, da also in einer gegebenen Zeit

ebenso viel Blut aus den Venen ausfliessen muss, als in derselben Zeit in die Arterien einfliesst. So fand Brunner den mittleren Druck in der Carotis nach Durchschneidung der beiden nervi vagi gleich 122,4 Millim. und an der Jugularis gleich 1 bis 1,9 Mm., bei Erregung des Nerven sank dann der Druck in der Arterie auf 13,3 Mm., in der Vene stieg er auf 3,8 Mm.

Darauf dass das wesentliche Moment für die Bewegung des Blutes aus den Arterien in die Venen nicht, wie man früher geglaubt hatte, der von der Herzkraft direct ausgeübte Stoss, sondern der durch diesen Stoss erzeugte Druckunterschied sei, der nach hydrostatischen Gesetzen sich ausgleichen muss, hat zuerst E. H. Weber hingewiesen. Arterien- und Venensystem verhalten sich hiernach wie zwei communicirende Gefässe. Die Druckzunahme in den Arterien bei der Systole entspricht dem Eingiessen eines neuen Flüssigkeitsquantums in das erste Gefäss, dem alsbald ein Abfluss in das zweite Gefäss folgen muss. Denken wir uns, aus diesem ergösse sich alle zugeführte Flüssigkeit wieder in das erste zurück, so würde diese Vorrichtung im wesentlichen dem Apparat des Kreislaufs entsprechen. Die Function der Herzklappen hat Weber durch das folgende Kreislaufsschema (Fig 42) versinnlicht. Er nimmt zwei Dünndarmstücke,



Fig. 42.

aa', vv', von gleicher Grösse, deren Enden bei a' und v' über eine Glasröhre p und deren Enden bei a und v über zwei andere Glas- oder Holzröhren e und i gebunden sind; e ist in das Röhrenstück d eingeschoben, und in i ist das Röhrenstück f eingeschoben, f und d stehen durch ein kleineres Dünndarmstück h in Verbindung. In den Röhren d und i befinden sich aus Darmhaut gebildete röhrenförmige Ventile (b, g), die durch angebundene Fäden (n, k) so befestigt sind, dass beide bloss nach einer Richtung, nämlich das Ventil b nach v hin und das Ventil g nach h hin geschlossen werden können. In der Röhre e befindet sich der Trichter l zum Eingiessen der Flüssigkeit. Das Röhrenstück h stellt nun den einfachen Ventrikel, das Stück aa' die arterielle, das Stück vv' die venöse Blutbahn vor; in p befindet sich ein Schwamm c, der die capillare Blutbahn bezeichnet. Das Ventil b entspricht den venösen oder Zipfelklappen, das Ventil g den arteriellen oder Semilunarklappen. Ein auf h ausgeübter Druck öffnet das Ventil g, während er b schliesst, und erzeugt eine positive Welle, die durch a sich bis v fortpflanzt. Beim Nachlassen des Drucks schliesst sich g, während b in Folge der in h verminderten Flüssigkeitsmenge sich öffnet; es entsteht so eine negative Welle, die durch v sich bis a fortpflanzt. Diese Vorrichtung ist besonders auch zur Beobachtung der positiven und negativen Wellen geeignet. Sie entspricht aber nicht vollständig dem Kreislaufssystem. Denn in diesem werden nicht, wie man früher allerdings angenommen hatte und zuweilen noch dargestellt findet, an der Einmündungsstelle der Venen durch eine saugende Wirkung des Vorhofs bei seiner Diastole negative Wellen erregt; wäre dies der Fall, so müsste über die

Venen eine negative Welle, ähnlich wie über die Arterien eine positive sich fortpflanzen. An dem Weber'schen Schema ist dies in der That so, nicht aber am Gefässsystem, wo, wie wir oben bemerkt haben, selbst an den grössten Venen der Druck ein constanter ist. Wie Jacobson vermuthet, wird hier der Druck schliesslich wegen der bedeutenden Vergrösserung des Querschnitts bei der Einmündung in den Vorhof negativ, ähnlich wie z. B. ein conisch divergirendes Ansatzrohr an der Ausflussöffnung eines Gefässes den Druck negativ macht. Die gesammten Verhältnisse des Blutdrucks können wir hiernach durch die Fig. 43

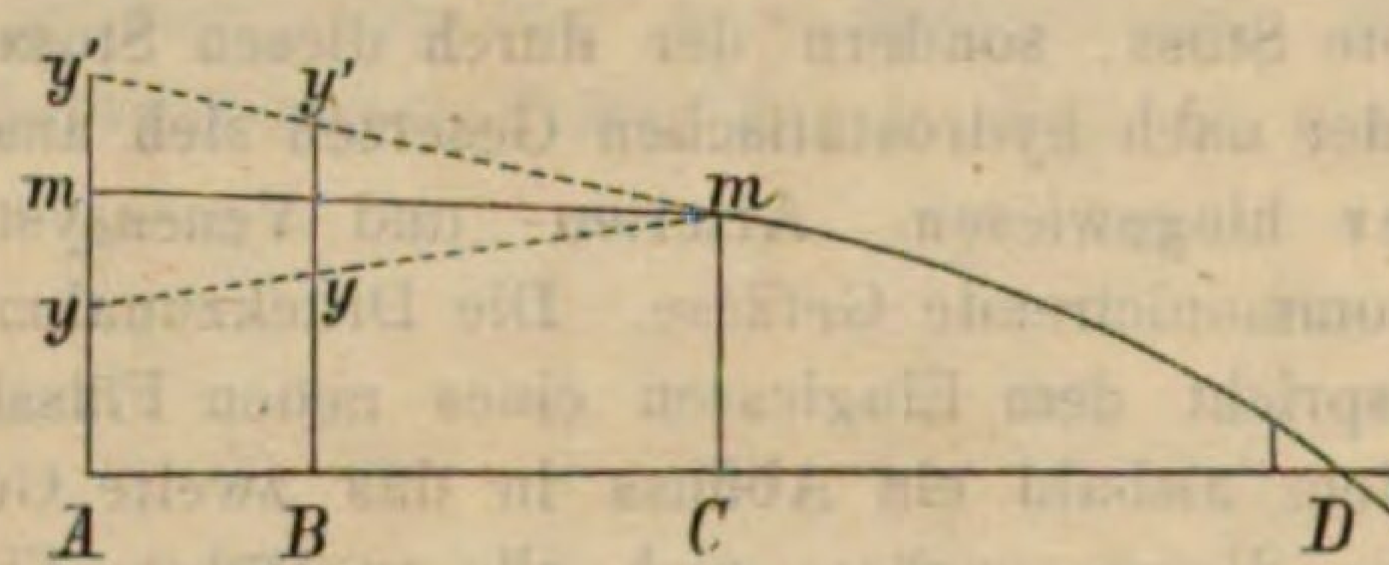


Fig. 43.

graphisch versinnlichen. Ist A eine dem Herzen nahe gelegene Stelle der Arterienbahn, so wechselt der Druck zwischen einem Maximum Ay' und einem Minimum Ay, an der ferneren Stelle B ist die Schwankung geringer (zwischen By' und By), und bei C, an der Grenze des Capillarsystems, hört sie ganz auf. Die Linie m m, welche den mittleren Druck bezeichnet, verläuft bis C nahehin der Abscissenlinie parallel, von hier an neigt sie sich stärker gegen dieselbe und geht endlich bei D, am Ende des Venensystems, auf die entgegengesetzte Seite der Abscissen: es entstehen negative Druckwerthe*).

Nachdem schon früher Hales den Druck des Blutes in den grösseren Gefässstämmen mittelst einer senkrecht zur Axe eingeführten Glasröhre zu messen versucht hatte, wurden von Poiseuille solche Versuche umfangreicher und nach genauerer Methode angestellt. Noch jetzt benützt man zur Messung des Drucks in den Arterien oder Venen das Poiseuille'sche Hämodynamometer. Dasselbe ist ein mit Quecksilber gefülltes Manometer (Fig. 44 d), dessen einer Schenkel (bei l) mit einem Metallrohr verbunden ist, das an seinem freien Ende ein durch Ludwig verbessertes Ansatzstück trägt, welches aus zwei Platten besteht, deren obere durch eine Schraube gegen die untere festgeschraubt werden kann. Die untere Platte dieses Ansatzstücks wird durch einen Einschnitt in das Gefäss eingeführt und darauf durch Festschrauben der oberen Platte der Einschnitt geschlossen. Die ganze Röhre wird bis zum Quecksilber des Manometers mit einer verdünnten Lösung von kohlensaurem Natron (zur Verhinderung der Blutgerinnung) gefüllt. Die oben angegebenen Zahlen für den mittleren Druck geben die mittlere Erhebung der Quecksilbersäule in dem Schenkel d des Manometers über diejenige in dem Schenkel l. Da nun aber auf d der Druck der Atmosphäre ruht, so müsste man streng genommen, um die ganze Druckgrösse zu erhalten, zu jeder Messung den Druck der Atmosphäre hinzuzählen. Dies ist unterblieben, weil für die Beurtheilung der die Blutbewegung erzeugenden Kräfte nur das Verhältniss der Spannungen in den verschiedenen Abtheilungen des Gefässsystems, nicht die absolute Grösse derselben eine Bedeutung hat.

*) E. H. Weber, Verhandl. der sächsisch. Gesellschaft der Wissensch zu Leipzig, 1850.

Zur leichteren Verfolgung der zeitlichen Druckveränderungen bedient man sich des **Kymographions** (Wellenzeichners) von **Ludwig**. Dasselbe besteht

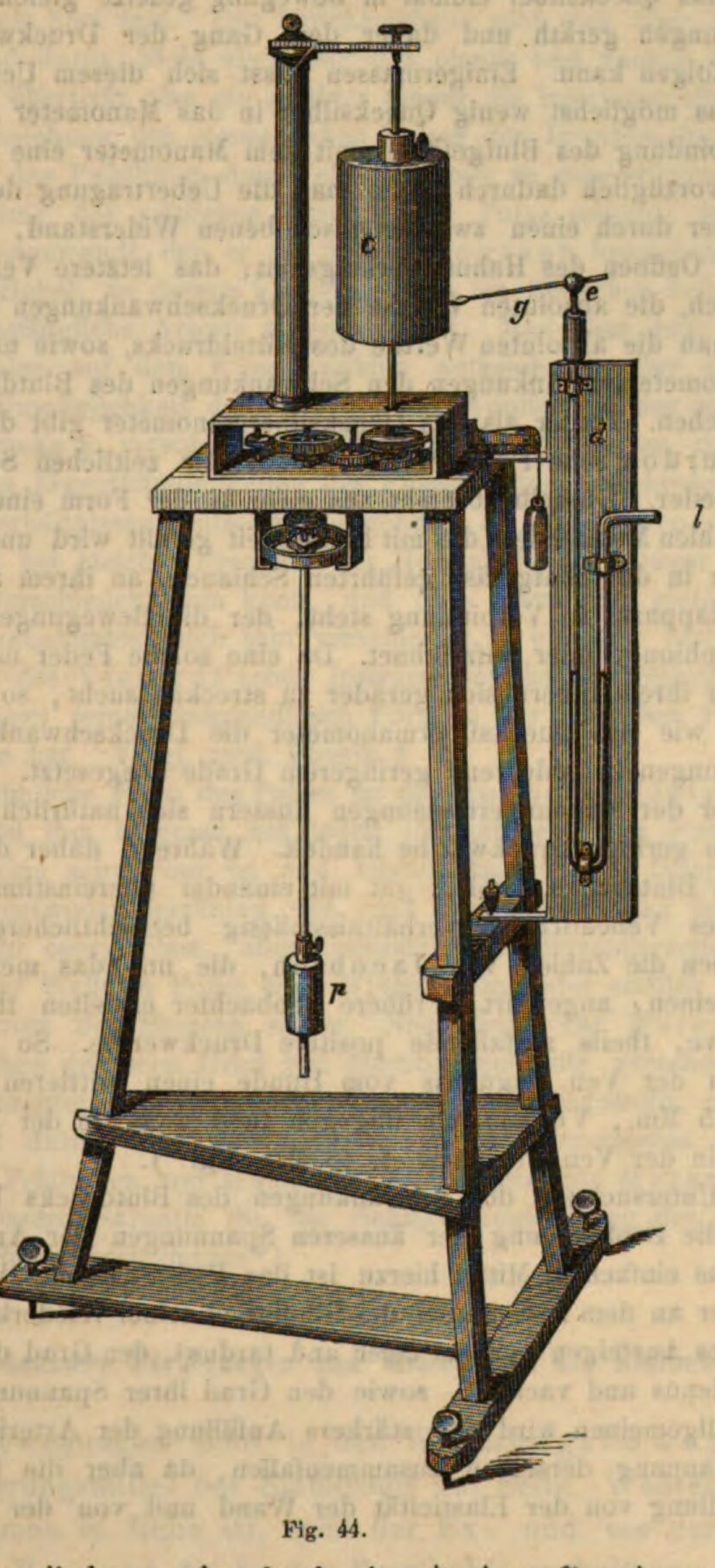


Fig. 44.

aus einem Messingcylinder c, der durch ein mit einem Rotationspendel p (oder statt dessen auch mit Windflügeln) versehenes Uhrwerk mit gleichförmiger Geschwindigkeit um seine Axe bewegt wird. Das an das Gestell des Kymographions festgeschraubte Hämodynamometer zeichnet mittelst eines auf dem Quecksilber der Manometerröhre d sich bewegenden Stäbchens aus Elfenbein e, das oben eine Borste oder einen Pinsel g trägt, die Druckschwankungen auf ein über den Cylinder gespanntes berusstes Papier. Man erhält so die in Fig. 41 gegebenen

Druckcurven unmittelbar durch das Instrument aufgezeichnet. Eine genaue Registrirung der Blutwelle lässt sich jedoch mit dem Qnecksilbermanometer nicht erhalten, da das Quecksilber einmal in Bewegung gesetzt gleich einem Pendel in Eigenschwingungen geräth und daher dem Gang der Druckwerthe des Blutes nicht genau folgen kann. Einigermassen lässt sich diesem Uebelstand dadurch begegnen, dass möglichst wenig Quecksilber in das Manometer gefüllt wird, dass man zur Verbindung des Blutgefässes mit dem Manometer eine starre Metallröhre nimmt, und vorzüglich dadurch, dass man die Uebertragung des Blutdrucks auf das Quecksilber durch einen zwischengeschobenen Widerstand, z. B. durch unvollkommenes Oeffnen des Hahns, verlangsamt; das letztere Verfahren macht es zwar unmöglich, die absoluten Werthe der Druckschwankungen zu erhalten, wohl aber erhält man die absoluten Werthe des Mitteldrucks, sowie man auch erreicht, dass die Manometerschwankungen den Schwankungen des Blutdrucks zeitlich genauer entsprechen. Treuer als das Quecksilbermanometer gibt das von Fick angewandte Bourdon'sche Federmanometer die zeitlichen Schwankungen des Blutdrucks wieder. Dasselbe besteht aus einer in der Form eines Kreisabschnitts gebogenen hohlen Metallfeder, die mit Flüssigkeit gefüllt wird und an ihrem einen Ende mit dem in das Blutgefäss geführten Schlauch, an ihrem andern mit einem leichten Hebelapparat in Verbindung steht, der die Bewegungen der Feder auf den Kymographioncylinder aufzeichnet. Da eine solche Feder mit jeder Zunahme des Drucks in ihrem Innern sich gerader zu strecken sucht, so verzeichnet dieselbe ebenso wie das Quecksilbermanometer die Druckschwankungen, ist aber Eigenschwingungen in bedeutend geringerem Grade ausgesetzt.

Die Fehler der Manometermessungen äussern sich natürlich vorzugsweise da wo es sich um geringe Druckwerthe handelt. Während daher die Bestimmungen des arteriellen Blutdrucks ziemlich gut mit einander übereinstimmen, zeigen die Messungen des Venendrucks verhältnissmässig beträchtlichere Abweichungen. Wir haben oben die Zahlen von Jacobson, die uns das meiste Zutrauen zu verdienen scheinen, angeführt. Frühere Beobachter erhielten theils offenbar zu grosse negative, theils auffallende positive Druckwerthe. So fanden Ludwig und Mogk in der Ven. Jugularis vom Hunde einen mittleren Druck zwischen — 2 bis — 15 Mm., Volkmann dagegen fand z B. in der Vena facialis der Ziege + 41, in der Ven. Jugularis + 18 Mm. Hg. *).

Für die Untersuchung der Schwankungen des Blutdrucks beim Menschen ist man auf die Beobachtung der äusseren Spannungen der Arterienwände hingewiesen. Das einfachste Mittel hierzu ist das Pulsfühlen. Wir unterscheiden mit dem Finger an dem Puls ausser der Häufigkeit seiner Wiederkehr sein schnelles oder langsames Ansteigen (pulsus celer und tardus), den Grad der Anfüllung der Arterie (p. plenus und vacuus), sowie den Grad ihrer Spannung (p. mollis und durus). Im Allgemeinen wird eine stärkere Anfüllung der Arterie mit einer grösseren Wandspannung derselben zusammenfallen, da aber die Spannung ausser von der Anfüllung von der Elasticität der Wand und von der Innervation ihrer

*) Ludwig, Müller's Archiv 1847. E. H. Weber, Verhandl. der sächs. Ges. 1850. Volkmann, Hämodynamik. Brunner, die mittlere Spannung im Gefässsystem, Zürich 1854. Mogk, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 3. Faivre, gaz. méd. 1856. Fick, med. Physik, 2. Aufl. p. 127. Jacobson, Virchow's Archiv Bd. 36.

Muskelschichte abhängt, so kann unter Umständen auch ein voller Puls weich und ein leerer Puls hart sein. Der Druckzeichner gibt uns über das celer und tardus, mollis und durus, nicht aber über das plenus und vacuus Aufschluss; in dieser Beziehung übertrifft also ein geübter Finger die instrumentellen Hülfsmittel. Um für die Untersuchung des menschlichen Pulses den Druckzeichner zu ersetzen und um zugleich das Pulsfühlen durch eine Methode zu unterstützen, die eine genauere Untersuchung des zeitlichen Verlaufs der Pulse erlaubt, hat Vierordt einen Fühlhebel angewandt, den er als Sphygmograph bezeichnet. Es ist dies ein zweiarmiger Hebel, an dessen kleinerem Arm ein Plättchen befestigt ist, das auf eine leicht zugängliche Arterie aufgelegt wird. Man lässt dann den längeren Hebelarm die Pulse auf dem Kymographion aufzeichnen. Der Sphygmograph kann wegen der Unmöglichkeit der stets gleichen Application nur schwer zur Vergleichung des Drucks in verschiedenen Fällen angewandt werden, dagegen hat er über die zeitlichen Eigenthümlichkeiten des Pulses unter verschiedenen normalen und abnormen Verhältnissen Aufschluss gegeben. So hat Vierordt namentlich festgestellt, dass bei gleicher Frequenz der Herzschläge die Dauer der einzelnen Pulse eine sehr verschiedene sein kann, und dass ebenso bei gleicher Pulsdauer die Zeiten der Druckabnahme sich sehr verschieden zu einander verhalten können. Eine Modification des Vierordt'schen Instrumentes ist das Sphygmometer von Marey, das wegen seiner compendiösen Form in der ärztlichen Praxis vielfach Eingang gefunden hat. Vergl. med. Physik §. 92.

Eine eigenthümliche Form des Pulses ist der doppelschlägige Puls (pulsus dicrotus) Bei ihm kommen auf jeden Herzschlag zwei Pulsschläge, von denen aber der eine schwächer ist und kürzer dauert. Die Doppelschlägigkeit des Pulses kann entweder herrühren von einer Eigenschwingung der Gefässwand in Folge einer sehr energischen, aber kurzdauernden Herzcontraction, oder von einer Reflexion der Welle in Folge eines Widerstandes oder endlich von ungleichförmiger Contraction des Herzens selber. Neuerdings hat Marey mit seinem Sphygmometer einen gewissen Grad von dicrotischem Puls geradezu als normale Erscheinung beobachtet. Es ist jedoch nicht völlig sichergestellt, ob hierbei der Beobachter nicht durch Eigenschwingungen seines Instrumentes sich täuschen liess. Nach den Prüfungen von Mach scheint übrigens das Marey'sche Sphygmometer eine grössere Garantie für die richtige Registrirung der Pulscurven zu geben als die früheren Instrumente *).

§. 121. Aeussere Förderungen und Widerstände der Blutbewegung.

Den Herzbewegungen steht in den Athmungsbewegungen ein wichtiges Förderungsmittel des Blutstroms zur Seite. Während der Brustkasten vollkommen in Ruhe ist, nach der Ex- und vor der Inspiration, wirken auf das Herz und die in der Brusthöhle enthaltenen grossen Gefässstämme zwei Kräfte ein: der von den Luftröhrenästen und Lungenbläschen aus durch das zarte Lungengewebe hindurch wirkende Luft-

*) Vierordt, die Lehre vom Arterienpuls, Braunschweig 1855. Marey, physiologie de la circulation du sang, 1863. Mach, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 46.

druck, und die in entgegengesetzter Richtung thätige elastische Kraft der Lungensubstanz. Das Herz und die grossen Gefässstämme sind somit einem Druck ausgesetzt, der gleich ist der Differenz des Luftdrucks und der Lungenelasticität, während auf die Gefässe ausserhalb des Brustkastens der volle Luftdruck einwirkt. Der Druck der Atmosphäre beträgt durchschnittlich 760 Mm. Quecksilber, die elastische Kraft der Lunge hält aber nach einer gewöhnlichen Exspiration einer Quecksilbersäule von 7,5 Mm. das Gleichgewicht (Donders). Hierdurch wird schon während der Ruhe eine Saugkraft auf die in der Brusthöhle liegenden Blutbehälter ausgeübt, durch welche dieselben sich ausdehnen, bis die elastische Kraft ihrer Wandungen jener Saugkraft das Gleichgewicht hält. Nun haben die grossen Arterien weit dickere und desshalb minder ausdehnbare Wandungen als die Venen, und ausserdem ist der Querschnitt der letzteren beträchtlich grösser. Aus diesem Grunde muss die auf die Venen ausgeübte Saugkraft überwiegen. Es entsteht so allein durch die Lagerung und physikalische Beschaffenheit der Centralorgane des Gefässsystems im Anfang desselben ein Druckunterschied, der in demselben Sinne wirken muss, wie die Herzkraft.

Die in der Brusthöhle auf die Venen ausgeübte Saugkraft verändert sich bei der Einathmung. Indem nämlich die Lunge in Folge der Vergrösserung des Brustraums sich ausdehnt, wird die von ihr ausgeübte elastische Kraft vermehrt, bei einer gewöhnlichen Einathmung auf 8—9, bei einer tiefen Einathmung auf 30—40 Mm. Quecksilber; um ebenso viel wird also die auf die grossen Gefässe ausgeübte Saugkraft vergrössert. Dieser begünstigende Einfluss der Einathmung kommt besonders in Betracht für die Venen der Unterleibshöhle, da bei der Erweiterung des Brustraums das Zwerchfell nach unten steigt und den Druck in der Unterleibshöhle vergrössert. Den entgegengesetzten Erfolg hat die Ausathmung. Durch diese kommen die Gefässe in der Brusthöhle unter einen höheren Druck, der das in ihnen enthaltene Blut aus der Brusthöhle zu pressen strebt. In den Arterien kommt dieser Druck der Blutbewegung zu statten, in den Venen dagegen bewirkt er eine Stauung, durch welche der Einfluss in die Brusthöhle gehindert wird. Da jedoch die Venen minder stark gefüllt und schlaffer sind, überdies die Klappen in ihnen einen Rückfluss verhindern, so übertrifft die bewegungsfördernde Wirkung auf die Arterien die bewegungshemmende auf die Venen. Nur durch sehr kräftige Ausathmungsbewegungen kann das Einfliessen des Venenblutes in die Brusthöhle völlig gehemmt werden.

Der angegebene Einfluss der Athmungsbewegungen gibt sich deutlich an den Druckschwankungen kund, welche in den Gefässen ausserhalb des Brustkastens zu beobachten sind. In den Venen steigt der Druck bei jeder Exspiration und sinkt bei jeder Inspiration. Diese durch die Athmungsbewegungen bedingten Druckschwankungen sind die einzigen, die hier zur Beobachtung kommen. An den Arterien dagegen erhält

man zusammengesezte Curven, die innerhalb der Druckschwankungen der Athmung die Druckschwankungen der einzelnen Pulse enthalten. In jeder solchen Curve (Fig. 45) entspricht der ansteigende Theil ab der Inspiration, der absteigende Theil b c der Expiration. Die erstere haben wir durch die Curve $\alpha\,\beta$, die letztere durch $\beta\,\gamma$ angedeutet. Die Linie M M entspricht dem mittleren Druck. Der ansteigende Theil a b enthält in einer gleichen Zeit mehr Pulsschwankungen als der absteigende b c. Bei gleichmässiger Erregung des nervus vagus verschwindet diese Ungleichheit, und es wird zugleich die auf eine In- und Exspiration kommende Zahl der Herzpulse beträchtlich vermehrt (Fig. 46). Das An-

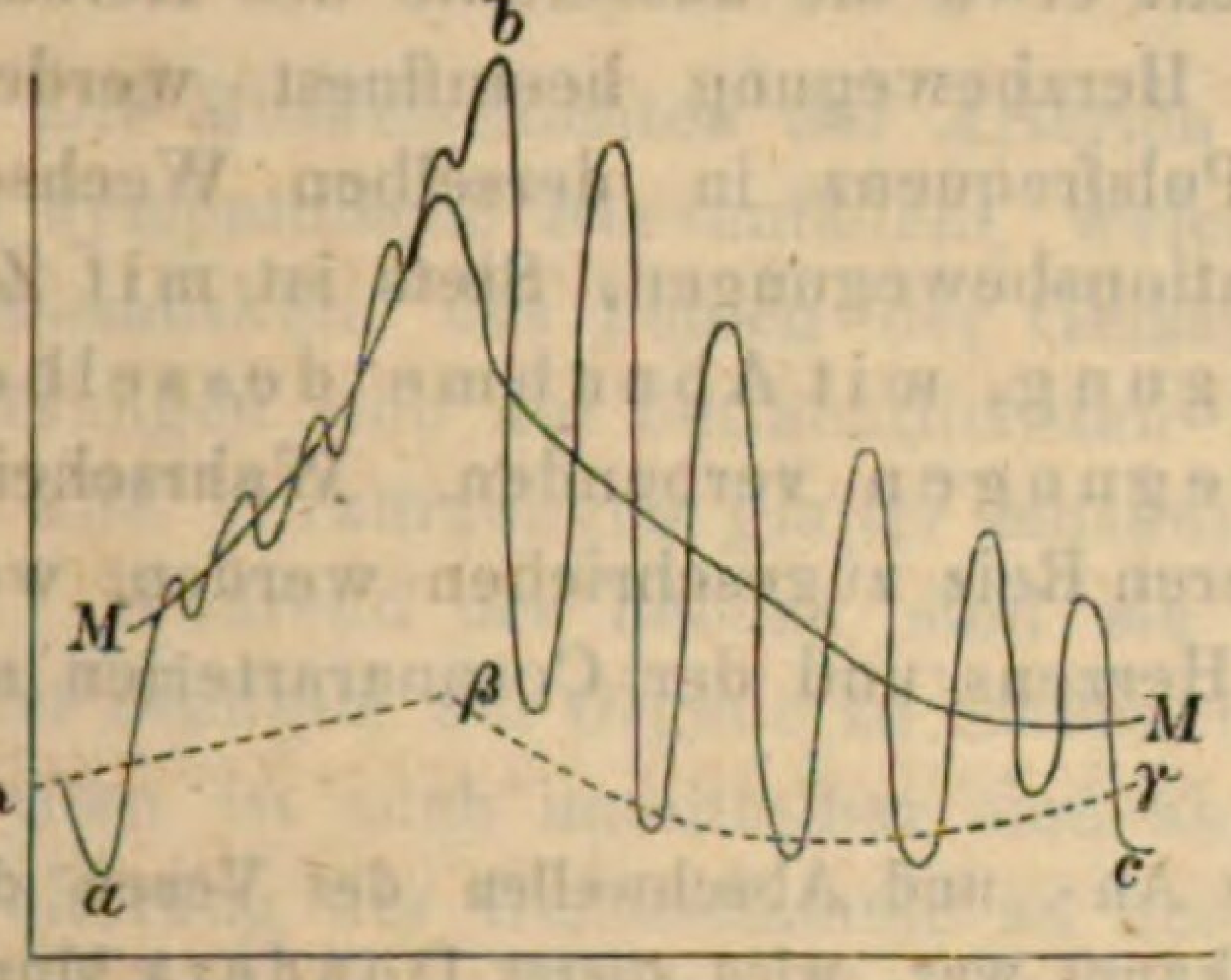


Fig. 45.



Fig. 46.

steigen des Drucks in den Arterien während der Inspiration erklärt sich aus der Bluterfüllung des Herzens, vermöge deren das letztere mehr Blut in die Arterien pumpen kann, als während der Exspiration, wo das Herz weniger Zufluss von den Venen aus erhält. Da jedoch die Bluterfüllung nicht sogleich im Anfang dsr Inspiration und ebenso die Blutleere nicht alsbald mit Beginn der Exspiration sich geltend macht, da im Gegentheil dort die Druckverminderung innerhalb des Brustraums auch auf den Inhalt der Arterien bis zu einem gewissen Grade aspirirend wirkt, während hier umgekehrt die Druckvermehrung denselben auszutreiben strebt, so fallen, wie der Verlauf der Curve $\alpha\beta\gamma$ erkennen lässt, die Respirationsphasen nicht vollkommen mit den Druckschwankungen zusammen, sondern im Anfang der Inspiration dauert noch die Druckverminderung, im Anfang der Exspiration noch die Druchvermehrung in den Arterien an.

Ausser den Athmungsbewegungen wirken auf den Blutstrom alle Einflüsse, die innerhalb oder ausserhalb des Brustraumes das Lumen der Gefässe zu erweitern oder zu verengern streben. Auf den wichtigsten dieser Einflüsse, die Innervation der Gefässmuskeln, werden wir unten (§. 122) zu sprechen kommen; hier haben wir nur jene Einwirkungen auf die Gefässwände hervorzuheben, welche durch äussere Momente verursacht sind. So beobachtet man in verdichteter Luft einen verminderten und schwächeren Puls, während derselbe bei erniedrigtem

Luftdruck beschleunigt und grösser wird (v. Vivenot). Der Verschluss einer grossen Arterie bewirkt Druckzunahme in dem hinter der Verschlussstelle gelegenen Theil des Gefässsystems und gesteigerte Pulsfrequenz; Steigerung des venösen Drucks durch Verschliessung der Pulmonalarterie oder künstliche Blutanfüllung hat dagegen keinen regelmässigen Einfluss auf die Schlagfolge des Herzens. Die Verblutung bewirkt, wenn man zuvor, um den Einfluss der geänderten Innervation zu beseitigen, das Halsmark durchschnitten hat, mit der Druckabnahme stets zugleich Abnahme der Pulsfrequenz (v. Bezold). Aus diesen Thatsachen ersieht man, dass bei allen Einwirkungen auf den Kreislauf, soweit durch dieselben nicht etwa die ausserhalb des Herzens gelegenen Innervationscentren der Herzbewegung beeinflusst werden, der arterielle Blutdruck und die Pulsfrequenz in derselben Wechselwirkung stehen wie bei den Respirationsbewegungen. Stets ist mit Zunahme des Drucks Beschleunigung, mit Abnahme desselben Verlangsamung der Herzbewegungen verbunden. Wahrscheinlich muss diese Wirkung dem stärkeren Reiz zugeschrieben werden, welchen die grössere Bluterfüllung des Herzens und der Coronararterien auf die erregenden Herzganglien ausübt.

Nachdem schon seit langer Zelt das An- und Abschwellen der Venen des Halses bei tiefer Ex- und Inspiration bekannt war, wies zuerst Donders durch seine Messungen der Lungenelasticität (über deren Methode vergl. die Physiologie der Athmung §. 130) und die daran geküpften Folgerungen die Athmungsbewegungen als ein Hülfsmittel der Blutbewegung nach. Von Demselben wurde auch die der An- und Abschwellung der Venen correspondirende Bewegung des Gehirns auf die Veränderungen des Venenstroms bei der Athmung zurückgeführt. Der Einfluss der Athmungsbewegungen auf den Blutdruck wurde zuerst von Ludwig studirt Hinsichtlich der numerischen Werthe der Druckschwankungen gehen aber die Angaben verschiedener Beobachter noch sehr auseinander. Jacobson fand bei Schaafen in den vom Herzen entfernteren Venen gar keine Athmungsschwankungen, in der Jugularis und Subclavia solche von 0,9 Mm. Hg. In den grossen Arterien des Menschen fand Faivre Respirationsschwankungen von 10—20 Mm., während die gleichzeitigen Herzschwankungen 2—3 Mm. betrugen. Wahrscheinlich sind diese letzteren Zahlen wegen der Eigenschwingungen des Quecksilbers viel zu hoch ausgefallen. Den Zusammenhang der Druckschwankungen mit den Respirationsphasen haben Ludwig und Einbrodt untersucht, indem sie beide gleichzeitig am Kymographion registrirten. Einbrodt hat das erhaltene Resultat auch noch auf andere Weise bestätigt. Er brachte die Luftröhre von Hunden mit einem Luftbehälter in Verbindung, in welchem die Luft beliebig verdichtet oder verdünnt werden konnte. Bei der den Druck in der Brusthöhle vermehrenden Verdichtung der Luft stellte sich nach kurzer Zeit Abnahme des Drucks im Aortensystem ein, während derselbe in den Venen zunahm; bei der den Druck in der Brusthöhle vermindernden Verdünnung der Luft ergab sich umgekehrt Druckzunahme in den Arterien und Druckabnahme in den Venen. Von untergeordneter Bedeutung sind die durch örtliche Einwirkungen bedingten Störungnn des Kreislaufs an den peripherischen Gefässen. So können durch Muskelbewegungen namentlich die schlaffen Venenwände com-

primirt werden; in Folge der Klappen und vielfacher Anastomosen werden jedoch diese Störungen leicht wieder ausgeglichen. Vielfach hat man auch geglaubt, dass durch den Einfluss der Schwerkraft in den Venen der nach abwärts liegenden Körpertheile das Blut sich anhäufen müsse und so zu den hier öfter vorkommenden Venenerweiterungen Veranlassung gebe. Da aber in einem überall geschlossenen Röhrensystem durch die mit der Erweiterung wachsende elastische Spannung der Einfluss der Schwere alsbald sich ausgleichen muss, so ist auch hier eine das normale Maass überschreitende Erweiterung nur bei einer abnormen Beschaffenheit der Gefässhäute denkbar *).

§. 122. Innervation der Gefässe.

Die Muskelschichten der Arterien und Venen erhalten cerebrospinale und sympathische Nervenfäden, welche durch ihre Einwirkung auf die Gefässmuskeln das Lumen der Gefässe verändern können. Diese Veränderungen sind am beträchtlichsten an den Arterien; sie sind meist, wie alle Verkürzungen glatter Muskelfasern, von sehr langsamem Verlauf. Während des Lebens sind sie häufig an einem raschen Wechsel in der Blutfülle der Organe zu erkennen (das Erblassen, die Schamröthe); zuweilen ist auch unmittelbar eine abwechselnde Zusammenziehung und Erweiterung der Gefässstämme zu beobachten (z. B. an den Ohrarterien des Kaninchens, Schiff). Experimentell lässt der Einfluss der Innervation mittelst Durchschneidung oder Reizung der Gefässnerven sich nachweisen. Durchschneidung der Gefässnerven bewirkt allgemein Erweiterung der Gefässe. So beobachtet man nach Durchschneidung des Trigeminus Erweiterung der Gefässe des Auges, nach Durchschneidung des Halssympathicus Erweiterung der Augen- und Ohrgefässe, u. s. f. Aus dieser Erweiterung nach der Durchschneidung schliesst man, dass die Gefässnerven während des Lebens in einer continuirlichen schwachen Erregung, in einem Zustand des Tonus, befindlich seien. Ebenso bewirkt Reizung der Gefässmuskeln eine oft rasch vorübergehende Verengerung. Bei länger fortgesetzter Reizung erweitern sich dann die zuvor contrahirten Gefässe.

Die Verengerungen und Erweiterungen des Gefässlumens sind am beträchtlichsten in den unmittelbar vor den Capillarbezirken liegenden kleinsten Arterien, weil diese die relativ bedeutendsten Muskelschichten besitzen. Die Veränderungen der Gefässinnervation machen daher in der wechselnden Füllung der Capillarbezirke vorzugsweise sich geltend. Durch die Ausdehnung des Lumens der Arterien nimmt die Geschwindig-

*) Donders, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 3 u. 4. Ludwig, Müller's Archiv 1847. Jacobson, Faivre, a. a. O. Weyrich, de cordis adspiratione, Dorpat 1853. Einbrodt, Wiener Sitzungsberichte, Bd. 40. v. Vivenot, Virchow's Archiv, Bd. 34.

keit des Blutstroms in ihnen ab. Häufig entsteht sogar in den kleinsten Arterien, in den Capillaren und Venenwurzeln eine Stockung (Stasis) des Blutstroms, in den unmittelbar vor diesen gelegenen etwas grösseren Gefässen in Folge des durch die Stockung bewirkten Widerstandes aber eine intermittirende Hin- und Herbewegung, die mit Systole und Diastole des Herzens zusammenfällt. Die Entwicklung der Stockung wird durch die körperlichen Elemente, die das Blut führt, begünstigt, da diese leicht bei einer Verlangsamung des Blutstroms sich anhäufen und aneinander sowie an der Wandung adhäriren, während das Plasma abfliesst. Leicht entstehen dann bei fortdauernder Stasis und unter Mitwirkung der umgebenden Elemente (Virchow) Aussonderungen aus dem Blute (Exsudate). Damit wird der Process pathologisch, die Blutstasis geht in die Entzündung über.

Wahrscheinlich der grösste Theil der vasomotorischen Nerven ist cerebrospinalen Ursprungs. Reizt man das Rückenmark des Frosches durch elektrische Ströme, so verengern sich die kleinen, der mikroskopischen Beobachtung zugänglichen Arterien der Schwimmhaut (Pflüger). Bei Säugethieren ist diese Verengerung leicht auch an den grösseren Gefässstämmen zu beobachten, sie tritt nach Ludwig und Thiry noch ein nach Zerstörung sämmtlicher Herznerven, so dass sie nicht aus der geänderten Herzinnervation abgeleitet werden kann, vielmehr sind die Erscheinungen am Herzen selbst, Vermehrung der Pulsationen mit Steigerung des Drucks in den grossen Arterien, die regelmässigen Folgen von Verengerungen der arteriellen Strombahn. Endlich sah v. Bezold, als er das Herz durch Unterbinden der grossen Gefässstämme vollständig aus dem Kreislaufe ausschied, bei Reizung des Halsmarks noch eine Contraction der Arterienwände eintreten, in Folge deren die Druckausgleichung zwischen Arterien- und Venensystem rascher erfolgte, als dies ohne centrale Reizung zu geschehen pflegt. Aehnlich der Rückenmarkserregung wirkt auf die Arterien nach Traube und Thiry der Stillstand der Athmung, wahrscheinlich indem das Erstickungsblut eine Reizung der vasomotorischen Nervenursprünge im Gehirn hervorruft: die Erscheinung ist übrigens in diesem Fall wegen der gleichzeitigen Erregung der Vagusursprünge mit einer Verlangsamung der Herzbewegungen verbunden. Die Blutentleerung der Arterien, die beim Tode eintritt, ist wahrscheinlich durch eine ähnliche centrale Reizung verursacht. Die gleichen Erscheinungen, Verengerung der Gefässe und Druckzunahme in den Arterien, lassen sich endlich reflectorisch, durch Reizung sensibler Nerven, hervorrufen; doch pflegt hierbei der Gefässcontraction sehr bald eine länger dauernde Erweiterung nachzufolgen. Als Centralorgan für die vasomotorischen Nerven muss das verlängerte Mark betrachtet werden, da sowohl die durch Stillstand der Athmung hervorzurufende wie die reflectorische Gefässcontraction ausbleibt, wenn zuvor das Halsmark durchschnitten wurde. Peripherisch verlaufen die vasomotorischen Ner-

ven im Grenzstrang des Sympathicus, ein grösserer Theil derselben verläuft im Splanchnicus, ein kleinerer im Kopfsympathicus: v. Bezold schloss dies daraus, dass Reizung des oberen Endes der durchschnittenen Sympathici am Halse den Blutdruck nur um $^1|_{10}$, Reizung der Splanchnici aber um $^1/_4$ bis $^1|_5$ erhöhte. Ebenso tritt nach der Durchschneidung der Splanchnici ein bedeutendes Sinken des arteriellen Druckes ein (Ludwig und Cyon).

Dem soeben erörterten excitirenden Gefässnervensystem steht wahrscheinlich ein hemmendes zur Seite. Zwar konnten bis jetzt weder hemmende Innervationscentren noch Nerven, deren Reizung eine Gefässerweiterung zur unmittelbaren Folge hat, mit Sicherheit nachgewiesen werden. Nichtsdestoweniger sind die folgenden Thatsachen kaum anders als durch die Existenz von Hemmungsapparaten zu erklären: 1) Bei der directen Reizung der Gefässe folgt dem Stadium der Verengerung sehr rasch eine Erweiterung nach, manchmal soll sich dieselbe sogar unmittelbar einstellen (Cl. Bernard); diese Erweiterung dauert dann eine so beträchtliche Zeit an, dass dies aus einer blossen Ermüdung der excitirenden Nerven in ihrer peripherischen Ausbreitung nicht wohl erklärt werden kann. 2) Durch verschiedene Einwirkungen lässt sich auf reflectorischem Weg eine unmittelbare Erweiterung der Gefässlumina ohne vorangegangene Verengerung zu Stande bringen. Eine solche reflectorische Erweiterung stellt nach Goltz neben dem Stillstand des Herzens (§. 117) sich ein, wenn man die Bauchdecken, die Baucheingeweide oder die Wirbelsäule mechanisch erschüttert. Ludwig und Cyon sahen dieselbe Erscheinung verbunden mit Druckabnahme in den Gefässen bei Reizung des centralen Endes eines vom Laryngeus sup. entspringenden, in das Ganglion stellatum tretenden Nerven (Nerv. depressor), wenn zuvor, um den Einfluss der Herzinnervation zu eliminiren, alle Nervenverbindungen des Herzens zerstört waren; ebenso beobachtete Loven bei der Reizung anderer sensibler Nerven (Auricularis, Dorsalis pedis) entweder unmittelbar oder nach einer kurz dauernden Verengerung eine locale Gefässerweiterung. Auch hier scheint das Reflexcentrum im verlängerten Mark zu liegen, denn die Erscheinungen blieben aus, wenn zuvor das Halsmark getrennt war. Peripherisch verlaufen die Nervenfasern, deren Erregung eine hemmende Wirkung hat, in den nämlichen Bahnen wie die excitirenden Fasern, also im Grenzstrang des Sympathicus. Nach Durchschneidung der Hauptäste des letztern bleibt daher die reflectorische Hemmung ebenso wie die reflectorische Erregung aus. Dass bei directer Reizung der sympathischen Nervenstämme immer zunächst die erregende Wirkung überwiegt, müssen wir uns wohl aus einem grösseren Gehalt derselben an excitirenden Fasern erklären, ähnlich wie wir einen solchen schon beim Halssympathicus gegenüber dem Herzen vorfanden (§. 117). Auch den Mechanismus der Hemmungswirkung werden wir wohl vorerst am einfachsten auf ähnliche Einrichtungnn, wie wir sie am Herzen nach-

gewiesen haben, zurückführen. Nach der Analogie mit der Innervation des Herzens werden wir annehmen dürfen, dass in den Ganglien, welche in den Verlauf der vasomotorischen Nerven eingeschoben sind, erregende und hemmende Apparate vorkommen. Beide Apparate haben die Eigenschaft aller Ganglienzellen auf einen empfangenen Reiz eine längere Nachwirkung auszuüben. Wie beim Herzen, so scheinen aber auch hier diese Nachwirkungen in den hemmenden Apparaten schwächer zu sein, jedoch länger anzudauern als in den erregenden: daher die constant auf directe oder reflectorische Erregung später folgende Hemmung; zuweilen mag nun auch bei unmittelbarer Reizung eines Gefässes sogleich ein Hemmungsapparat oder bei Reizungen gewisser sensibler Nerven, wie der Baucheingeweide, ein Reflexcentrum für Hemmungsnerven vorwiegend vom Reize getroffen werden, wo dann unmittelbar Gefässerweiterung eintritt.

Man erklärt die auf elektrische, chemische oder mechanische Reizung nach kurzdauernder Verengerung eintretende Erweiterung der Gefässe gewöhnlich aus einer Erschöpfung der Gefässnerven. Diese Erschöpfungshypothese genügt jedoch hier ebenso wenig wie beim Herzen; jedenfalls müsste zu ihrer Vervollständigung noch die Eigenschaft der Muskelhaut ihre Elasticität in Folge der Zusammenziehung zu vermindern, wodurch unter dem Einfluss des nämlichen Drucks die Wandung weiter als zuvor sich ausdehnt, herbeigezogen werden. Aber der Grad der Erweiterung ist oft von Anfang an so bedeutend, dass uns auch hier nur ein directer bewegungshemmender Nerveneinfluss annehmbar scheint, ein solcher muss vollends nothwendig in jenen Fällen angenommen werden, wo die Erweiterung unmittelbar der Reizung nachfolgt. Vielleicht ist die Gefässerweiterung, die man nach der Nervendurchschneidung wahrnimmt, nicht bloss auf ein Aufhören der continuirlichen Innervation (des Tonus) der Gefässe sondern ebenfalls auf einen solchen Antagonismus zurückzuführen. Ueber das verlängerte Mark hinauf lassen sich die Bahnen der Gefässnerven nicht verfolgen. Für die Angabe Budge's, dass Reizung der pedunculi cerebri Gefässcontractionen zur Folge habe, fehlen noch überzeugende experimentelle Belege. Dagegen soll nach Goltz die durch Erschütterung der Baucheingeweide hervorgerufene Reflexhemmung auch nach Zerstörung des verlängerten Marks noch eintreten. Hiernach scheint ein Theil der fraglichen Reflexcentren, wenigstens beim Frosch, im Rückenmark zu liegen*).

Fragen wir uns, welche Bedeutung die wechselnde Gefässinnervation für den Mechanismus des Kreislaufes haben kann, so werden wir zwar festhalten müssen, dass die Bewegungen des Herzens zusammengenommen mit der Elasticität der Gefässwandungen an und für sich zur Unterhaltung des Kreislaufs vollständig

*) Cl. Bernard, recherches sur le grand Sympathique, 1854, und gaz. méd. 1858. Schiff, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems, Frankfurt 1855. Pflüger, allgem. med. Centralzeitung 1855 u. 1856. Goltz, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 28 u. 29. Thiry, med. Centralblatt 1864. Traube, ebend. 1865. v. Bezold, Verh. der Würzburger Ges. 1867. Cyon und Ludwig, Ber. d. sächs. Ges. 1866. Lovén, ebend.

ausreichend sind, wir werden aber auch vermuthen dürfen, dass die Einrichtungen, die wir getroffen sehen, kaum für den Mechanismus der Blutbewegung bedeutungslos sein können. Da jedoch ein elastisches, nicht contractiles Röhrensystem den Zweck im Ganzen genügend erfüllen würde, so werden wir von vornherein in den Verhältnissen der Innervation wohl solche Einrichtungen zu suchen haben, die für die Compensation der bewegenden Kräfte und damit für die gleichmässige Regulirung des Kreislaufs von Bedeutung sind. Eine Compensation kann erforderlich werden, um Störungen entweder in der Action des Herzens oder innerhalb der peripherischen Blutbahn auszugleichen. Das Wesen der Compensation liegt aber darin, dass 1) jede durch Erregung bedingte Gefässcontraction bei gleichbleibender Herzkraft eine Drucksteigerung zur Folge hat, während eine durch schwächer werdende Herzaction bedingte, rein elastische Gefässverengerung mit Druckabnahme verbunden ist, und dass 2) jede durch Hemmung bedingte Gefässerweiterung bei gleich bleibender Herzkraft mit Druckabnahme, jede durch stärkere Herzaction bewirkte elastische Gefässerweiterung mit Druckzunahme einhergeht. Die Bedeutung der genannten Compensationsvorrichtungen ist am verständlichsten bei centralen Innervationsschwankungen. Hier ist die Thatsache von Wichtigkeit, dass die Centralorgane für die Innervation des Herzens mit denjenigen für die Innervation der Gefässe innig verbunden zu sein scheinen, so dass Herzerregung und Gefässerregung, Herzhemmung und Gefässhemmung an einander geknüpft sind. Nun bedingt aber die Herzerregung elastische Erweiterung und Druckzunahme, die Gefässerregung contractile Verengerung und Druckabnahme in den Arterien; die Herzhemmung dagegen bedingt elastische Verengerung und Druckabnahme, die Gefässhemmung contractile Erweiterung und Druckzunahme. Ist im letzteren Fall die Hemmung so stark, dass das Herz in der Diastole still steht, so kann durch die Gefässerweiterung noch ein Theil des im Herzen enthaltenen Blutes aspirirt und dann durch die nachfolgende Verengerung in die Venen getrieben werden.

Während man früher der Innervation der Gefässe für den normalen Mechanismus der Blutbewegung in der Regel gar keinen Werth beilegte, ist dieser neuerdings von einigen Physiologen vielleicht überschätzt worden: so von Bezold, der eine Art Peristaltik der Gefässwandungen als hämodynamische Kraft annimmt, und von Goltz, der den Tonus der Gefässe als eine nothwendige Bedingung der Blutbewegung betrachtet. Wenn auch die oben dargelegte Auffassung sich in mancher Beziehung noch auf hypothetische Voraussetzungen gründet, so scheint uns dieselbe doch eher geeignet die bis jetzt bekannten Thatsachen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zu subsumiren, ohne eine neue hämodynamische Kraft einzuführen, welche neben den andern als überflüssig erscheint. Es ist möglich, dass die Innervation der Gefässe auch für die Compensation örtlicher Kreislaufsstörungen eine Bedeutung besitzt. Zur Annahme einer solchen fehlt es uns aber bis jetzt an thatsächlichen Anhaltspunkten. Wir wissen z. B. nicht, ob die örtliche Blutstauung auf erregende oder hemmende Apparate in der Gefässwandung als Reiz wirkt, u. s. w.

§. 123. Geschwindigkeit des Blutstroms.

Die Geschwindigkeit des Blutstroms ist im Allgemeinen nach den in §. 119 entwickelten hydraulischen Gesetzen 1) von dem Druckunterschied am Anfang und Ende der Gefässbahn und 2) von den

im Verlauf derselben zu überwindenden Widerständen abhängig. Die letzteren sind, wie wir in §. 121 u. 122 erfahren haben, sehr mannigfaltiger Art, insbesondere aber sind sie in Folge der wechselnden Innervation der Gefässwände fortwährenden Schwankungen unterworfen. Der Kreislaufsapparat kann daher nicht lediglich nach der Analogie eines unveränderlichen Systems aus elastischen Röhren beurtheilt werden: in ihm wird nicht wie in diesem durch eine Zunahme des Drucks auch die Geschwindigkeit nach einer festen mathematischen Regel vermehrt, sondern es kommt immer gleichzeitig in Frage, ob nicht durch eine Vermehrung des Widerstands unterhalb der Stelle der Druckzunahme diese compensirt oder sogar übercompensirt wird: ja in den meisten Fällen ist die Steigerung des arteriellen Drucks selbst erst die Folge einer Widerstandsvermehrung; wird diese nicht vollständig ausgeglichen, so ist dann, entgegen dem hydraulischen Gesetz für ein unveränderliches System (§. 119 Anm.), die Zunahme des Drucks mit einer Abnahme der Geschwindigkeit und der Ausflussmenge verknüpft. Abgesehen von diesen Verhältnissen, welche im Gefässsystem stets die gleichzeitige Messung beider Factoren erforderlich machen, wechselt die Geschwindigkeit des Blutstroms 1) nach der Gefässprovinz, 2) nach dem Punkt des Gefässquerschnitts, und sie ist 3) in den Arterien und grössten Venen periodisch veränderlich mit den Herz- und Athmungsbewegungen. Bei der Messung der Blutgeschwindigkeit begnügt man sich meistens damit, die auf einem bestimmten Querschnitt vorhandene mittlere Geschwindigkeit oder sogar bloss die mittlere Geschwindigkeit zwischen zwei in bekannter Entfernung von einander befindlichen Querschnitten zu bestimmen; ebenso werden bei der Messung in den Arterien und grossen Venen in der Regel bloss die Mittelwerthe aus sämmtlichen Perioden der Herz- und Respirationsbewegung berücksichtigt.

Die Blutgeschwindigkeit nimmt entsprechend den Veränderungen des Gesammtquerschnitts der Blutbahn in den Arterien gegen die Capillaren hin ab, in diesen ist sie am geringsten; in den Venen nimmt sie wieder zu, erreicht jedoch, da die Venenstämme einen etwas grössern Querschnitt als die Arterienstämme besitzen, nicht ganz ihren anfänglichen Werth. Von der absoluten Grösse des Drucks ist die Blutgeschwindigkeit unabhängig, aber sie wächst mit der Zunahme der Druckunterschiede. In jedem Theil des Gefässsystems ist daher die Stromgeschwindigkeit abhängig vom Druckunterschied der auf einander folgenden Querschnitte. Hieraus erklärt sich die Beobachtung von Lenz, dass Beschleunigung der Herzschläge in Folge von Vagusdurchschneidung die Blutgeschwindigkeit nicht erhöht, sondern herabsetzt, denn die Beschleunigung der Herzschläge erzeugt im Allgemeinen nur eine Vergrösserung des Mitteldrucks nicht der Druckunterschiede.

Wie in jeder in Röhren strömenden Flüssigkeit, so nimmt auch im Blute die Geschwindigkeit auf jedem Querschnitt ab mit der Annäherung

an die Gefässwand: in der Axe ist die Bewegung am schnellsten, und an der Gefässwand unmittelbar adhärirt eine unbewegliche Flüssigkeitsschichte.

Bei den verschiedenen Säugethieren variirt die Blutgeschwindigkeit nur unerheblich, und es besitzen desshalb die an Thieren gewonnenen Resultate ohne Zweifel auch für den Menschen annähernde Gültigkeit. In der Carotis des Hundes fand Volkmann die Blutgeschwindigkeit im Mittel = 300 Mm. in der Secunde, und er schätzt sie hiernach in der Aorta auf 400 Mm. In der arteria cruralis war sie schon auf 160 Mm., in der art. metatarsi des Pferdes sogar auf 56 Mm. gesunken. Ueber die Blutgeschwindigkeit in den Venen liegen nur wenige Messungen vor. Volkmann fand sie in der vena jugularis des Hundes im Mittel = 225 Mm. Die Blutgeschwindigkeit in den Capillaren wurde von Vierordt in der Retina des Menschen zu 0,75 Mm., von E. H. Weber im Schwanz der Froschlarve zu 0,57 Mm. in der Sec. bestimmt.

Die Geschwindigkeit des Blutstroms in den Arterien hat ihr Maximum zur Zeit der Systole, ihr Minimum zur Zeit der Diastole. Nach den Versuchen Vierordt's beträgt der systolische Zuwachs in den grossen Arterienstämmen ungefähr $^1|_4$ bis $^1|_2$ der bei der Diastole bestehenden Geschwindigkeit. Die mit den Respirationsbewegungen verbundenen Geschwindigkeitsschwankungen in den grossen Venen sind, wie sich aus den Druckschwankungen schliessen lässt, jedenfalls sehr gering; Messungen hierüber sind noch nicht angestellt.

Die Dauer des ganzen Kreislaufs, d. h. die Zeit, welche verfliesst, bis das aus einer Herzkammer ausströmende Blut wieder in dieselbe Herzkammer zurückkehrt, ist ausser von der Blutgeschwindigkeit abhängig von der Länge des ganzen Gefässsystems. Sie ist daher im Allgemeinen bei grösseren Individuen und grösseren Thierarten eine beträchtlichere. Aber die Kreislaufsdauer der grösseren Thiere ist auch relativ, im Verhältniss zum Körpergewicht eine bedeutendere. So ist nach Vierordt die Kreislaufszeit beim Pferde 31,5, beim Menschen 23,1, beim Hunde 16,7, beim Kaninchen 7,4 Sec., und es erhält daher 1 Kiligr. Körpermasse nach einer ungefähren Schätzung beim Pferde 152, beim Menschen 207, beim Hunde 202, beim Kaninchen 592 Grm. Blut in 1 Minute. Dies erklärt sich daraus, dass die Dauer des Kreislaufs abhängig ist von der Pulsfrequenz, die bei kleineren Thieren viel grösser ist. Bei allen Säugethieren kommen ungefähr gleichviel (26—28) Herzschläge auf die Zeitdauer eines Kreislaufs. Eine Vergrösserung der Pulszahl beim nämlichen Thier setzt dagegen nach Hering, entsprechend den von Lenz für die Veränderung der Blutgeschwindigkeit erhaltenen Resultaten, häufig die Dauer des Blutstroms nicht herab, sondern verlängert sie.

Die Methoden zur Ermittelung der Blutgeschwindigkeit lassen sich in folgende drei Kategorieen bringen: 1) Die mittlere Querschnittsgeschwindigkeit

wurde von Volkmann an den grösseren Gefässen mittelst seines Hämodromometers gemessen. Dasselbe besteht im Wesentlichen aus einem gebogenen mit einer Längentheilung versehenen Glasrohr, das mit Wasser gefüllt wird, und dessen beide mit Hahnen versehene Enden in die Durchschnittsenden eines Gefässes gebunden werden; man misst die Geschwindigkeit, mit der die Grenzlinie zwischen Blut und Wasser in dem Rohr fortschreitet. Die so erhaltenen Werthe sind jedenfalls etwas zu gering, da das Einsetzen des Instrumentes den Widerstand in der Blutbahn vergrössert. Neuerlich hat Ludwig zum selben Zweck eine Stromuhr angewandt. Dieselbe besteht in einem aufrecht stehenden Glasheber, dessen beide Schenkel kugelartig aufgeblasen sind, und der in den Verlauf einer Arterie eingeschaltet wird. Der dem Herzen zugewendete Heberschenkel ist mit Olivenöl, der nach den Capillaren gerichtete mit defibrinirtem Blute gefüllt. Lässt man nach geschehener Einschaltung den Blutstrom in das Instrument treten, so drängt das vom Herzen kommende Blut das Oel in den andern Schenkel, und der blutige Inhalt des letztern fliesst nach den Capillaren hin ab. Wenn der Rauminhalt der Kugeln bekannt ist, so kann man aus der Zeit, welche zur Verdrängung des Oels aus der ersten Kugel nothwendig war, leicht die Blutmenge bestimmen, welche in der Zeiteinheit durch die Arterie geht. Der Widerstand, welchen die Einführung dieses Apparats verursachte, betrug nicht mehr als etwa 2 Proc. Druckunterschied diesseits der ersten und jenseits der zweiten Kugel. Die Blutgeschwindigkeit in den Capillaren hat E. H. Weber durch mikroskopische Messung ermittelt, indem er die Zeit bestimmte, in welcher ein Blutkörperchen die gegebene Länge eines Mikrometermasses zurücklegte. Dabei kann das Blutkörperchen nur eine kurze Strecke verfolgt werden, innerhalb deren sich im Allgemeinen die Querschnittsgeschwindigkeit nicht ändert. Mit genügender Sicherheit ist jedoch diese Methode nur an den durchsichtigen Theilen kaltblütiger Thiere (wie an der Schwimmhaut oder dem Mesenterium des Frosches, am Schwanz der Froschlarve) anwendbar, da bei warmblütigen Thieren der zur Blosslegung durchsichtiger Theile nothwendige Eingriff die Circulation stört. Zur Messung der Blutgeschwindigkeit in den Capillaren der Retina benützt Vierordt die auf einen Milchglasschirm projicirte Gefässfigur d. h. die entoptische Wahrnehmung der Retinagefässe des eigenen Auges (s. die Physiologie des Gesichtssinns). Bei der mikroskopischen Beobachtung der Circulation in den kleinsten Arterien und Venen und in den Capillaren überzeugt man sich zugleich von der Verschiedenheit der Geschwindigkeit auf den verschiedenen Punkten des Querschnitts. Diese scheint im Blute noch beträchtlicher zu sein als in einer Flüssigkeit die keine körperlichen Elemente führt, da die an der Wand adhärirenden Elemente selbst als Widerstand auf die Bewegung wirken. In den kleinsten Arterien nehmen regelmässig die rothen Blutkörperchen die Axe des Gefässes ein, dicht an der Wandung bewegt sich der langsamere Strom von Plasma und Lymphkörperchen. Nur wenn der Strom sich sehr verlangsamt, wird der centrale rothe Faden breiter, und es mischen sich endlich auch rothe Körperchen mit der Wandschichte; in den Venen ist der centrale Faden, wegen der in ihnen vorhandenen geringeren Geschwindigkeit, immer breiter als in den gleich grossen Arterien. In den Capillaren sind Blut- und Lymphkörperchen im mittleren Theil des Stroms mit einander gemischt, und an der Wand bewegt sich ein farbloser Strom reinen Plasmas. Die Ursache dieser Erscheinungen liegt offenbar darin, dass einerseits von den Formelementen des Blutes die weissen Körperchen träger beweglich sind, und dass anderseits das Plasma eine grössere Adhäsion zur Wand

besitzt als die Körperchen. Die Trägheit der Lymphkörperchen erklärt sich theils aus ihrer bedeutenderen Grösse theils aus ihrer Kugelgestalt gegenüber der Scheibenform der Blutkörperchen, die, wenn sich die Axe der Scheibe senkrecht zur Richtung des Stromes stellt, wie dies im Allgemeinen stattfindet, für die Bewegung die günstigste ist. 2) Die Veränderungen der mittleren Querschnittsgeschwindigkeit mit den Herzbewegungen ermittelte Vierordt durch ein Strompendel (Tachometer), das von Lortet verbessert worden ist. Dasselbe besteht aus einem Kästchen von cubischer Form mit zwei in ungleicher Höhe sich gegenüber liegenden röhrenförmigen Ansatzstücken, welche in die durchschnittenen Enden der Arterie eingebunden werden. In dem Kästchen befindet sich ein Pendel, das durch den Blutstrom in Bewegung gesetzt wird und seine Bewegung nach aussen auf einen Zeiger überträgt. Da die auf das Pendel ausgeübte Kraft mit der Geschwindigkeit des Stroms wächst, so kann nach dem Ausschlag des Zeigers die augenblickliche Geschwindigkeit bestimmt werden. Aus den Veränderungen des Ausschlags bei Systole und Diastole ergeben sich die Geschwindigkeitsschwankungen. 3) Die mittlere Geschwindigkeit zwischen zwei von einander entfernten Querschnitten bestimmte Hering, indem er die Lösung eines im Blute nicht vorkommenden leicht nachweisbaren Salzes (z. B. Blutlaugensalz) in ein Gefäss einspritzte und die Zeit untersuchte, bis zu welcher dasselbe sich in dem Blut eines andern Gefässes nachweisen liess. Dabei lässt sich jedoch die Länge des durchflossenen Weges kaum schätzungsweise bestimmen. Die Methode Hering's ist daher vorzugsweise nur geeignet, um über die Dauer des ganzen Kreislaufs Aufschluss zu geben. Sie ist zu diesem Zweck von Vierordt weiter ausgebildet worden. Die oben angeführten Zahlen geben die Zeitdauer der Bewegung von der vena jugularis der einen bis zur vena jugularis der andern Seite. Das von Hering und von Lenz erhaltene Resultat, dass bei einem und demselben Thiere die Kreislaufsdauer und die Blutgeschwindigkeit abzunehmen pflegt, wenn man durch heftige Körperbewegungen oder durch Vagusdurchschneidung die Zahl der Herzpulse beschleunigt, hat auch Vierordt bestätigt. Es rührt dies nach Vierordt's Versuchen mit dem Tachometer davon her, dass nach der Vagusdurchschneidung die systolischen Zunahmen der Geschwindigkeit bedeutend vermindert sind. Von Hering und Vierordt sind noch Beobachtungsreihen über den Einfluss von Alter, Geschlecht, Grösse u. s. w. auf die Kreislaufsdauer ausgeführt worden. Hiernach soll diese bei jüngeren Thieren erheblich (etwa um $^1/_4$) kürzer sein als bei älteren, bei weiblichen kürzer als bei männlichen. Sie soll ferner auch bei Thieren einer und derselben Gattung auffallend zunehmen mit der Körperlänge und dem Körpergewicht *).

*) Hering, Zeitschr. für Physiologie von Tiedemann und Treviranus Bd. 3. E. H. Weber, Müllers Archiv 1838. Volkmann, Hämodynamik. Vierordt, die Erscheinungen und Gesetze der Stromgeschwindigkeit des Blutes, Frankfurt 1858. Lortet, recherches sur la rotation du sang, Paris 1867. Dogiel (Ludwig), Ber. der sächs. Ges. d. W. 1867.

3. Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn.

§. 124. Arterielles und venöses Blut.

Das aus den Lungen kommende Blut, welches in diesen der Einwirkung des atmosphärischen Sauerstoffs ausgesetzt war, und nun von der linken Herzkammer aus als arterielles Blut die sämmtlichen Körperorgane versorgt, ist eine Flüssigkeit von vollkommen gleichartiger Zusammensetzung. Das aus den sämmtlichen Körperorganen, mit Ausnahme der Lungen, zurückgekehrte venöse Blut dagegen ist eine Flüssigkeit, deren Zusammensetzung wechselt nach dem Organ, von welchem sie stammt. Die vergleichende Untersuchung des arteriellen und venösen Blutes kann sich nun beziehen 1) auf das Verhältniss des im rechten Herzen enthaltenen gemischten Venenblutes zum Arterienblut oder 2) auf das Verhältniss des Arterienblutes zum Venenblut der einzelnen Organe. Wie aus der Vergleichung des gemischten Venenblutes im rechten Herzen mit dem Arterienblut die Blutmetamorphose in den Lungen, so ergibt sich aus der Vergleichung des arteriellen Blutes mit dem Venenblut eines einzelnen Körperorgans die Blutmetamorphose in diesem letzteren. Nur die Leber macht eine Ausnahme, da das in sie strömende Blut bereits Venenblut ist, hier also eine Blutumwandlung innerhalb des Venensystems vorliegt. Zunächst erörtern wir nur die Unterschiede des arteriellen und des gemischten Venenblutes sowie in den nächsten §§. die Blutveränderungen in einigen Organen, die zur Blutbildung in specieller Beziehung stehen (Blutgefässdrüsen, Leber). Dagegen werden wir die Blutveränderungen in andern Organen, z. B. in der Niere, in den Muskeln u. s. w., bei der Function dieser Apparate abhanden.

Das arterielle Blut ist von dem venösen Blute sogleich an seiner helleren Farbe zu unterscheiden; ausserdem ist nur das venöse Blut dichroitisch. Das arterielle Blut ist ferner nach Bernard im Mittel um 0,2° C. kälter als das venöse. In chemischer Beziehung unterscheiden sich beide hauptsächlich durch den verschiedenen Gasgehalt und durch die verschiedene Gerinnungszeit des Fibrin. Nach den Analysen von Schöffer (s. die Tabelle S. 262) enthält das arterielle Hundeblut in 100 Volumtheilen:

mehr als das venöse		weniger als das venöse	
an Gesammtgas . .	3,33	an Gesammt-CO_2 . .	4,41
auspumpbaren Gasen	4,15	locker gebundener CO_2	2,92
N	0,52	fest gebundener CO_2	1,82
O	5,55		

Das Fibrin gerinnt aus arteriellem Blute beträchtlich rascher als aus venösem. Dieser Unterschied liegt jedenfalls hauptsächlich in dem grösseren Sauerstoffgehalt des arteriellen Blutes begründet, da auch ve-

nöses Blut durch Zufuhr von O rascher gerinnend wird und umgekehrt das O-arme Erstickungsblut sehr langsam gerinnt. Wie es scheint begünstigt der O die Löslichkeit der fibrinoplastischen Substanz in dem Plasma. Nach einigen Analysen soll ausserdem das arterielle Blut reicher an Fibrin sein. Es soll ferner mehr Wasser, Extractivstoffe, Zucker und Salze, weniger Blutkörperchen und Harnstoff als das venöse Blut enthalten. Die Blutkörperchen des arteriellen Blutes sollen endlich reicher an Wasser, Hämatin und Salzen, dagegen ärmer an Globulin und Fett sein. Alle diese Angaben entbehren aber noch der hinreichenden Sicherheit.

Wir führen zur näheren Vergleichung der Zusammensetzung des arteriellen und venösen Blutes einige Mittelzahlen aus Lehmann's Analysen an. Es enthielt:

	das Arterienblut	das Venenblut (der Jugularvene)
Wasser	89,3	86,8 proc. des Gesammtblutes
Fibrin	0,57	0,49 „ „ „
Albumin	9,22	11,42 proc. des Serums
Extractivstoffe . . .	0,91	0,71 „ „ „
Fette	0,39	0,26 „ „ „
Salze	0,86	0,83 „ „ „

Der Procentgehalt an Albumin im arteriellen Serum ist desshalb geringer, weil das arterielle Blut reicher an Serum d. h. ärmer an Blutkörperchen ist. Auf diesen geringeren Blutkörperchengehalt des arteriellen Blutes schliesst Heidenhain auch aus seiner geringeren Färbekraft*).

§. 125. Veränderungen des Blutes in den Blutgefässdrüsen.

Zu der Classe der Blutgefässdrüsen rechnet man die Milz, Schilddrüse, Thymus, die Nebennieren und den Hirnanhang.

Die Milz ist von einer festen fibrösen Hülle umschlossen, von der aus zahlreiche sich verästelnde Fortsätze, die Milzbalken, das Innere des Organs durchziehen und eine weiche, roth gefärbte Substanz, die Milzpulpa, zwischen sich nehmen. In den Milzbalken, die gleich der fibrösen Hülle aus einem mit zeichen elastischen Fasern und zerstreuten Muskelfaserzellen untermengten Bindegewebe bestehen, verästeln sich die Verzweigungen der Milzarterie (Fig. 47a). Diese theilen sich spitzwinkelig, ohne jemals zu anastomosiren, sie zerfallen in büschelförmige Endästchen (penicilli) und gehen in Haargefässe über, welche allmälig ihre noch von den Fortsetzungen der Milzbalken umhüllten Wandungen

*) Lehmann, physiologische Chemie, Bd. 2. Wiss, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 1. Picard, de la présence de l'urée dans le sang, Strasbourg 1856, Heidenhain, disquisitiones criticae, Halae 1857. Schöffer, a. a. O.

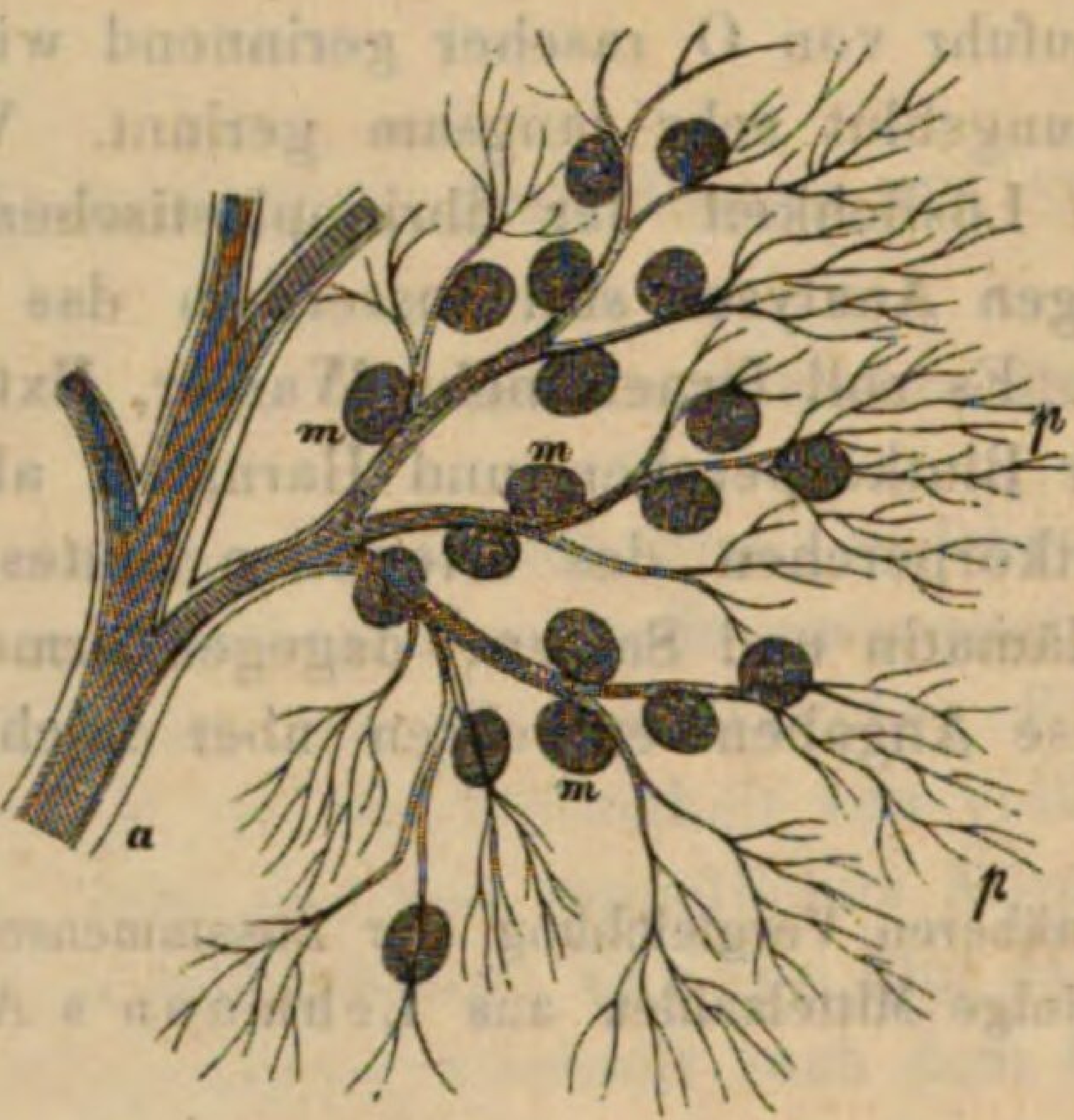


Fig 47.

verlieren und so in intermediäre Bluträume münden, aus denen die den Arterien ähnlich verlaufenden Venen ihren Ursprung nehmen. Das weissliche Parenchym der Arterienscheiden bildet vielfach, besonders an den Theilungsstellen, rundliche Knötchen, die Milzbläschen oder Malpighi'schen Körperchen (m). Jedes Milzbläschen entspricht in seiner Structur dem Follikel einer Lymphdrüse (Kölliker, Gerlach), es enthält wie dieser zahlreiche Lymphkörperchen eingeschlossen und ist von einem feinen Capillarnetz durchsetzt (Fig. 31, S. 224), das aus der Arterie, auf welchem das Bläschen aufsitzt, hervorkommt und an der Peripherie kleine Zweige in das umgebende Parenchym abgibt. Die Milzpulpa bildet ein System communicirender Cavernen, das von den feinsten Ausläufern des Balkengerüstes und den letzten von diesen getragenen Ausläufern der Gefässe durchzogen ist. Die Bestandtheile der Pulpa sind Lymphkörperchen, von denen manche in Theilung, andere in Verfettung und Zerfall begriffen sind, freie Kerne, Blutkörperchen, grössere Zellen, welche Blutkörperchen enthalten, ferner offenbare Uebergangsformen zwischen Lymph- und Blutkörperchen. Lymphgefässe treten am sogenannten Hilus in verhältnissmässig spärlicher Menge aus der Milz aus; zuführende Lymphgefässe enthält die Milz keine. Hierdurch unterscheidet sich die Milz wesentlich von den Lymphdrüsen, denen sie sonst morphologisch gleicht, nur dass der Lymphstrom durch einen Blutstrom ersetzt ist, indem den zuführenden Lymphgefässen die Milzarterien, den ausführenden die Milzvenen entsprechen, während den Lymphgefässen der Milz offenbar nur eine secundäre Bedeutung zukommt (W. Müller). Der Ursprung der Lymphgefässe ist noch nicht sicher ermittelt, nach Analogie mit den Lymphdrüsen ist derselbe höchst wahrscheinlich in den Milzbläschen zu suchen.

Von Kölliker sind glatte Muskelfasern in der Milz vieler Thiere (wie der Schweine, Hunde, Katzen u. s. w.) nachgewiesen, dagegen ihr Vorkommen in

der menschlichen Milz bezweifelt worden, während Ecker u. A. dies behaupteten. Eine Zusammenziehung der Milz durch elektrische Reizung konnte in den Beobachtungen Henle's an Hingerichteten beim Menschen nicht sicher nachgewiesen werden, während sich, wie zuerst R. Wagner beobachtete, die Milz vieler Thiere in Folge mechanischer oder elektrischer Reize deutlich contrahirt. Die oft rasch geschehenden Volumänderungen der lebenden Milz rühren, wahrscheinlich unter Mitwirkung der muskulösen Elemente, theils von der veränderlichen Blutfülle theils von der wechselnden Füllung der Milchbläschen her*).

Die Functionen der Milz lassen sich erschliessen 1) aus den morphologischen und chemischen Producten, die sich in ihr vorfinden, 2) aus den Veränderungen, die das Blut auf seiner Bahn durch dieses Organ erfährt, und 3) aus den Störungen, welche die Aufhebung der Milzfunction (Exstirpation der Milz) herbeiführt.

Die oben aufgezählten morphologischen Elemente der Milzbläschen und der Milzpulpa sind theils Producte der Neubildung, so die neu entstandenen Lymph- und Blutkörperchen, theils Producte der Zersetzung, so die zerfallenden Lymph- und Blutkörperchen, die blutkörperhaltigen Zellen und die freien Kerne. Die chemische Analyse weist in der Milzpulpa vorwiegend Producte der Zersetzung nach: so Harnsäure, Butter-, Essig- und Ameisensäure, Bernsteinsäure, Cholesterin, Xanthin, Hypoxanthin, Leucin, Inosit. Anderseits deutet aber auch das Vorkommen eines von Scherer nachgewiesenen eisenreichen Eiweisskörpers sowie der Reichthum an Phosphorsäure und Eisenoxyd (neben einem sehr geringen Gehalt an Chlor) die Beziehung des Pulpasaftes zur Neubildung von Blutkörperchen an.

Die Veränderungen des Blutes auf seiner Bahn durch die Milz bestehen, wie sich aus der Vergleichung des Milzarterien- und des Milzvenenblutes ergibt, 1) in einer bedeutenden Zunahme des Gehaltes an Lymphkörperchen; während das Verhältniss der farblosen zu den farbigen Körperchen im Milzarterienblut etwa 1 : 2000 ist, steigt dasselbe im Milzvenenblut nach Hirt mindestens auf 1 : 70, kann aber, namentlich bei abnormen Vergrösserungen der Milz, auch noch viel beträchtlicher zunehmen; 2) in einer Zunahme des Faserstoffs und des Wassers, so fand Gray beim Pferde, während der Gehalt des Aortenblutes an Faserstoff 0,22, an Wasser 78,9 proc. betrug, im Blut der Milzvene 0,65 proc. Faserstoff und 83,0 proc. Wasser; die Zusammen-

*) Eckert, Art. Blutgefässdrüsen, im Handwörterb. der Physiologie, Bd. 4. Kölliker, mikroskop. Anatomie, Bd. 2, 2. Gerlach, Gewebelehre und Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 7. Gray, on the structure and the use of the spleen, London 1854. Billroth, Müller's Archiv 1857 und Virchow's Archiv, Bd 20. W. Müller, über den feineren Bau der Milz. Leipzig und Heidelberg 1865. Henle, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 2. R. Wagner, Göttinger Nachrichten, 1849.

setzung des Serums allein bleibt jedoch ungeändert, daher die Zunahme des Wassergehaltes wahrscheinlich auf eine Verminderung der Blutkörperchen zu beziehen ist. Abgesehen vor diesen Abweichungen der beiden Blutarten hinsichtlich der Mengenverhältnisse ihrer wichtigsten Bestandtheile gibt sich die Blutmetamorphose in der Milz auch in der veränderten Beschaffenheit der rothen Blutkörperchen kund. Diese sind im Milzvenenblut kleiner, von hellerer Farbe als im Milzarterienblut, und ihr Inhalt ist in hohem Grade zur Krystallisation geneigt. Die chemischen Processe, welche zu den geschilderten Blutveränderungen führen, scheinen beträchtlichen physiologischen Schwankungen unterworfen zu sein, die namentlich mit der Thätigkeit der Verdauungsdrüsen zusammenhängen. Direct erwiesen ist dies zwar bis jetzt nur in Bezug auf den Sauerstoffgehalt des Venenblutes, welchen Estor und Saintpierre im nüchternen Zustande zu 11,9 — 15, während der Verdauung dagegen nur zu 4,7 — 6,6 Volumproc. fanden; ausserdem deuten aber die Veränderungen des Milzvolums auf beträchtliche Schwankungen dieser Art hin. Man kann nämlich durch Percussion nachweisen, dass sich die Milz einige Stunden nach der Verdauung vergrössert, vielleicht in Folge der Abschwellung der Verdauungsdrüsen nach Beendigung ihrer Secretion.

Die Exstirpation der Milz wird, wie schon den Alten bekannt war, in der Regel ohne bleibende Störung ertragen. Doch sollen in Folge der Operation Anschwellungen der Lymphdrüsen vorkommen, vielleicht in Folge einer vicariirenden Thätigkeit dieser Organe, und nach Schiff soll das Pankreas seine eiweissverdauende Kraft einbüssen, während diejenige des Magens gesteigert werde. Es scheint hiernach, dass die Function der Milz zu der Bildung des Pankreasfermentes in Beziehung steht. (Vergl. §. 84.)

Die chemische Beschaffenheit des Milzsaftes sowie der grössere Reichthum des Milzvenenblutes an farblosen Zellen, an Wasser und Faserstoff, die geringere Menge und veränderte Beschaffenheit der rothen Blutkörperchen sprechen dafür, dass in der Milz ebensowohl ein Zerfall wie eine Neubildung von Blutbestandtheilen stattfindet. Zerfall und Neubildung mögen übrigens mit einander zusammenhängen, indem die rückgebildeten Stoffe vielleicht zum Theil bei der Neubildung der Blutbestandtheile wieder verwendet werden. Ob diese aus dem Zerfall der Bestandtheile des Milzarterienblutes hervorgehende Neubildung von Lymphkörperchen und rothen Blutkörperchen, oder ob ihre noch näherer Aufklärung bedürftige Rolle bei der Verdauung als die wesentlichere Function der Milz zu betrachten sei, muss vorerst dahingestellt bleiben, ebenso lässt sich bis jetzt noch nicht durchschauen, wie durch den Bau der Milz ihre Function ermöglicht wird; wahrscheinlich ist hier namentlich die Geschwindigkeitsveränderung und vielleicht zeitweise Stockung

des Blutstroms, wie sie bei der starken Erweiterung des Strombetts in den Milzalveolen eintreten muss, von Bedeutung.

Früher standen sich zwei Ansichten über die Function der Milz schroff gegenüber. Die Einen betrachteten nach dem Vorgang von Kölliker und Ecker die Milz als ein Organ der Rückbildung, der Blutkörperchenzerstörung, Andere, wie Gerlach und Funke, sahen in ihr eine Stätte der Neubildung von Blut- und Lymphkörperchen. Die erste Ansicht stützte sich namentlich auf das Vorkommen der blutkörperhaltigen Zellen. In diesen Gebilden, die von Kölliker und Hasse zuerst in der Milzpulpa aufgefunden wurden, erfahren die Blutkörperchen häufig eine sichtliche Rückbildung, Kölliker und Ecker betrachteten daher dieselben als secundäre Umhüllungszellen von Blutkörperchen, welche die Rückbildung der letzteren veranlassen. Gerlach sah dagegen in ihnen wahre Mutterzellen, die von ihnen umschlossenen Blutkörperchen betrachtete er als deren endogene Brut; ebenso wies er auf die Entstehung von Lymphkörperchen in der Milz sowie auf das Vorkommen zahlreicher Uebergangsformen zwischen Lymph- und Blutkörperchen in der Milzpulpa und im Milzvenenblut hin. Nach dem gegenwärtigen Stand der Erfahrungen liegt das Richtige in der Mitte zwischen beiden Ansichten: die Milz ist gleichzeitig Organ der Rück- und Neubildung. Ausser durch die mikroskopische Untersuchung und die chemische Analyse des Milzsaftes wird dies namentlich auch durch die von Béclard, Funke und Gray ermittelten Verschiedenheiten zwischen dem Arterien- und Venenblut der Milz erwiesen. Den blutkörperhaltigen Zellen jedoch scheint überhaupt weder nach der einen noch der andern Seite eine besondere Bedeutung zuzukommen, und rücksichtlich der Entstehung derselben scheint die Ansicht Virchow's, wonach Blutkörperchen zufällig in fertige Zellen hineingerathen, am meisten für sich zu haben; ein solches Eindringen dürfte namentlich aus der Stagnation des Blutes in der Milzpulpa sich erklären lassen, da auch sonst in stagnirendem Blute, z. B. in pathologischen Blutextravasaten, ähnliche Bildungen auftreten*).

Die Function der übrigen Blutgefässdrüsen, nämlich der Thymus, Schilddrüse, der Nebennieren und des Hirnanhangs, ist noch weit mehr in Dunkel gehüllt als diejenige der Milz. Vielleicht sind auch diese Drüsen als Organe zu betrachten, in welchen die alternden Blutbestandtheile sich verjüngen, in welchen namentlich eine Neubildung von Lymphkörperchen stattfindet. Doch kann man diese Function bis jetzt grossentheils nur aus einer gewissen Uebereinstimmung in der Structur vermuthen. Alle diese Drüsen sind nämlich Aggregate von Follikeln. In der Anordnung der Follikel finden sich jedoch eigenthümliche Verschiedenheiten. Die Schilddrüse besteht aus Gruppen vollkommen geschlossener in ein Bindegewebsstroma gehüllter Bläschen, die an ihrer Innenwand ein Epithel tragen und mit einer klaren, mucinhaltigen Flüssig-

*) Scherer, Verhandlungen der Würzburger Gesellschaft, Bd. 2. Funke, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. I. Schiff, schweizerische Zeitschr. f. Heilk. Bd. I. Ueber Exstirpation der Milz s. Führer und Ludwig, Archiv f. phys. Heilk. 1855, und Eberhard, Beitr. zur Morphol. u. Function der Milz, Erlangen 1855.

keit gefüllt sind; das Epithel fällt zuweilen ab und füllt dann zum Theil den Inhalt des Bläschens aus; oft vergrössern sich die Bläschen beträchtlich unter Bildung sogenannter Colloidsubstanz. Die Follikel der Thymus haben die grösste Aehnlichkeit mit Peyer'schen Follikeln, unterscheiden sich aber dadurch, dass sie nach Art einer beerenförmigen Drüse gruppirt sind, deren einzelne Acini sämmtlich in einen Axenkanal münden, dieser letztere selbst aber ist geschlossen. Im Innern der Follikel finden sich, wie in den Follikeln des Darms, feine Capillarverzweigungen, ausserdem freie Kerne, Zellen, in Fettmetamorphose begriffene Zellen, letztere namentlich in der sich rückbildenden Thymus der Erwachsenen. Häufig sind mehrere Zellen von concentrischen Schichten umkapselt und bilden dadurch eigenthümliche grössere Körperchen. Von den Nebennieren rechnet Henle nur die aus geschlossenen Follikeln bestehende Rindensubstanz zu den Drüsen, während er die Markmasse wegen ihres Reichthums an Nerven für ein zum Nervensystem gehöriges Organ erklärt. J. Arnold leugnet diesen Unterschied der Structur. Nach ihm wird das ganze Organ nur durch das interstitielle Gewebe in Schichten zerfällt. Einen der Nebenniere verwandten Bau besitzt der Hirnanhang.

Alles was man über die Function der aufgeführten Organe vermuthen kann, ist aus ihrer Structur geschöpft. Eine Bestätigung durch Untersuchung der ein- und ausfliessenden Ernährungsflüssigkeiten ist noch nicht möglich gewesen; Lymphgefässe sind sogar bei den meisten dieser Organe gar nicht nachgewiesen. Auch die Exstirpation hat wenig Resultate ergeben, da der durch die Operation gesetzte Eingriff immer die durch den Verlust des Organs gesetzte Störung überwiegt. Auf einer Täuschung dieser Art beruhte z. B. ohne Zweifel die Behauptung Brown-Séquards, die Exstirpation der Nebennieren sei unbedingt tödtlich, was von Harley und Schiff nicht bestätigt werden konnte Nach Friedleben führt nur gleichzeitige Exstirpation von Milz und Thymus zum Tod durch Erschöpfung, während jedes dieser Organe allein ohne bleibenden Nachtheil hinwegfallen kann. Die Exstirpation der Thymus speciell soll eine gesteigerte Nahrungsaufnahme und Blutbildung und eine verminderte Kohlensäureausscheidung nach sich ziehen. Damit dass die angeführten Drüsen der Milz functionell verwandt sind, stimmt auch die Aehnlichkeit in der chemischen Zusammensetzung des aus ihnen gewonnenen Saftes. Man hat in diesem meistens wie in dem Milzsaft Leucin, Xanthin, Milchsäure, flüchtige Fettsäuren u. s. w. gefunden. Aus der Nebenniere des Rindes extrahirte J. Arnold mit Alkohol einen durch Luft und Licht sich intensiv roth färbenden Stoff*).

*) Ecker, a. O. Friedleben, die Physiologie der Thymusdrüse, Frankfurt 1858. von Gorup-Besanez, Annalen der Chemie, Bd. 89 u. 98. Frerichs und Städeler, ebend. Bd. 89. Scherer, ebend. Bd. 107. J. Arnold, Archiv f. path. Anat. Bd. 35.

§. 126. Stoffwechsel in der Leber.

Die Leber empfängt, wie wir in §. 80 erörtert haben, ausser dem arteriellen Blute, das ihr die Leberarterie zuführt, durch die Pfortader das gesammte venöse Blut aus den Capillaren des Darms und seiner Drüsen mit Ausnahme des Rectums. Dieses Blut bewegt sich, da zwischen Pfortader und Lebervene nur ein geringer Spannungsunterschied besteht, und da der Leberarterienstrom vermöge der Spannung in den ihn begleitenden Pfortaderzweigen beträchtliche Widerstände findet, sehr langsam durch das Organ. Es tritt dabei in Berührung mit dem System der Leberzellen, die wahrscheinlich als die Bildungsstätten der in der Leber entstehenden Stoffe betrachtet werden müssen. Die wichtigsten dieser Stoffe sind 1) die Gallensäuren und Gallenfarbstoffe, die nebst Wasser, Salzen und einigen andern Bestandtheilen des Blutes in die Gallenwege ergossen werden, 2) das Glykogen oder Leberamylum, ein in der Leber sich ablagerndes Kohlenhydrat, das unter Umständen in Zucker umgewandelt und dann mit dem Blutstrom weitergeführt werden kann, dessen normale Schicksale aber noch nicht sicher ermittelt sind. Ausserdem entnimmt die Leber selbstverständlich die Bestandtheile ihrer Gewebe dem Blute, namentlich pflegt sich Fett in ziemlich reichlicher Menge in den Leberzellen abzulagern. Theils durch diese Ausscheidungen und Ablagerungen theils vielleicht in Folge innerer Veränderungen findet 3) in der Leber eine bedeutende Blutmetamorphose statt, so dass das Lebervenenblut in seiner Zusammensetzung beträchtlich von dem Blute der Leberarterie und Pfortader abweicht.

1) Bildung der Gallenstoffe. Unter den in §. 85 aufgezählten Gallenbestandtheilen kommen die Gallensäuren und Gallenfarbstoffe (das Bilirubin) als solche nicht im Blute vor. Auch nach Exstirpation der Leber bei Fröschen findet man keine Spur derselben im Blute (Kunde, Moleschott). Diese Stoffe müssen daher erst in der Leber gebildet werden, während die andern Gallenbestandtheile, die sich im normalen Blute vorfinden, bloss durch Diffusion in die Gallenwege gelangen können. Veränderungen der Blutmischung, auch wenn dieselben bloss in der quantitativen Zunahme eines sich normal im Blute findenden Körpers bestehen, können, indem sie die Bedingungen der Diffusion beeinflussen, die Secretion erheblich alteriren. So setzt Injection von $NaO.CO_2$ dieselbe nach H. Nasse bedeutend herab, während sie durch Wasserzufuhr vermehrt wird. Unter den im Leberparenchym entstehenden Gallenstoffen geht das Bilirubin ohne Zweifel aus dem Blutfarbstoff hervor, wahrscheinlich unter dem Einfluss des sehr verlangsamten Blutstroms. Hierfür spricht einerseits der geringere Hämatingehalt des Lebervenenblutes gegenüber dem Pfortaderblut (s. unter 3) und

anderseits die Thatsache, dass das Bilirubin oder Hämatoïdin überhaupt leicht in stagnirendem Blute sich bildet. Dunkler ist die Entstehung der Gallensäuren. Wir wissen nicht einmal, ob dieselben sogleich als gepaarte Säuren sich bilden, oder ob sie sich erst aus ihren zuvor gebildeten Paarlingen zusammensetzen. Zwar ist Taurin in verschiedenen andern Geweben (Lunge, Muskeln) isolirt gefunden worden, aber hieraus kann natürlich noch nicht auf seine getrennte Entstehung in der Leber geschlossen werden. Ebensowenig würde die zudem noch bestrittene Möglichkeit beweisen den andern jener Paarlinge, das Glycin, innerhalb der Leber an Benzoësäure zu binden (vergl. §. 145). Da nämlich die Benzoësäure unter gewöhnlichen Verhältnissen ebenso wenig Glykocholsäure zersetzt als sich mit freiem Glycin verbindet, so würde hierdurch immerhin nur dargethan, dass die Benzoësäure im Leberparenchym besondere, bis jetzt ausserhalb des Organismus noch nicht nachgeahmte Bedingungen vorfinden. Der Umstand, dass in der normalen Galle weder Taurin und Glycin noch Cholalsäure getrennt vorkommen, spricht offenbar für ein Entstehen der gepaarten Gallensäuren als solcher. Wie und woraus diese Säuren sich bilden, wissen wir aber nicht. Nimmt man ein getrenntes Entstehen der Paarlinge an, so wird man das Glycin und Taurin aus Eiweisskörpern, die Cholalsäure aus Fettsäuren herzuleiten geneigt sein. Setzt man dagegen voraus, dass die Gallensäuren sogleich als gepaarte Säuren auftreten, so wird man dieselben lediglich als Zersetzungsproducte von Eiweisskörpern betrachten müssen. Da die letzteren auch sonst noch häufig in einen stickstoffhaltigen und einen stickstofffreien Paarling (Fettsäure) zerfallen, so ist diese Annahme nicht ungerechtfertigt. Die gepaarten Gallensäuren wären in diesem Fall als normale Zwischenstufen der Eiweisszersetzung im Organismus aufzufassen.

Die Verwandtschaft der Cholalsäure mit den Fettsäuren erhellt aus folgender Formel:

$$\underset{\text{Cholalsäure}}{C_{48}H_{39}O_9} = \underset{\text{Oelsäure}}{C_{36}H_{33}O_3} + \underset{\text{Kohlenhydrat}}{C_{12}H_6O_6}$$

Man könnte somit hypothetisch die Cholalsäure als eine mit Kohlenhydrat gepaarte Oelsäure ansehen (Lehmann). Da aus der Zerspaltung der Albuminate sowohl Fettsäuren als auch wahrscheinlich Kohlenhydrate entstehen können, so ist diese Betrachtung möglich, auf welche Seite der oben aufgestellten Alternative man sich auch stellte.

2) Glykogenbildung. Die glykogene Substanz (das Leberamylum) findet sich in der Leber als ein in Wasser löslicher, aber schwer diffusibler Stoff; eine kleine Menge scheint auch in unlöslicher Modification vorzukommen. In der todten Leber wandelt sich das Glykogen namentlich bei erhöhter Temperatur, durch ein wahrscheinlich im Blute enthaltenes Ferment, allmälig in Traubenzucker um, dasselbe kann durch alle diejenigen Agentien geschehen, die Stärke in Zucker überführen (z. B. Mineralsäuren, Mund- und Bauchspeichel). In der normalen Leber

und im Lebervenenblut des lebenden Thieres finden sich dagegen nur Spuren von Zucker. Die Gesammtmenge zuckerbildender Substanz in der Leber schwankt im normalen Zustand ungefähr zwischen $^1/_2$ und $2^1/_2$ proc. der ganzen Lebermasse. Sie ist abhängig von der Nahrung: bei amylum- oder zuckerreicher Nahrung ist sie am grössten, bei Hühnern kann sie hier bis auf 12 proc. des Lebergewichts steigen (Tscherinoff und Brücke), sie sinkt beträchtlich bei blosser Darreichung von Fett und Fleisch, sowie beim Hungern, im letztern Fall kann das Glykogen ganz aus der Leber verschwinden. Nach der Aufnahme der Nahrung steigt sehr bald der Glykogengehalt, erreicht nach einigen Stunden sein Maximum und nimmt dann wieder ab. Hierbei ist bemerkenswerth, dass das Maximum der Glykogenbildung früher fällt als das Maximum der Gallenbildung (§. 85), dass also beide Processe einander nicht parallel laufen.

Ob das Glykogen in der Leber unter normalen Verhältnissen nur nach dem Tode in Zucker übergeht, oder ob geringe Quantitäten desselben stets schon während des Lebens diese Umwandlung erfahren, ist eine gegenwärtig noch nicht sicher entschiedene Frage, doch spricht die Mehrheit der Thatsachen für ersteres. Bringt man die Leber eines eben getödteten Thieres zuerst in eine Kältemischung und dann in siedendes Wasser, oder injicirt man zur Verhütung der Glykogenumwandlung sogleich nach dem Tode Kalilösung in die Lebergefässe, so ist in dem Extract der Leber in der Regel kein Zucker nachzuweisen; ebenso findet man in dem mittelst des Katheters aus dem rechten Herzen eines lebenden Thieres gewonnenen Blut nur Spuren von Zucker, nicht mehr als im arteriellen Blute sich finden (Pavy). Anderseits wies Bernard in dem Blute der Lebervene des lebenden Thieres erhebliche Mengen Zucker nach. Seine Versuchsmethode, bei welcher das Blut durch Einführen eines Katheters in die rechte Jugularis bis zur Einmündungsstelle der Lebervenen in die Vena cava inf. gewonnen wurde, begegnet jedoch dem Einwand, dass sie Circulationsstörungen verursacht, die, wie wir unten sehen werden, leicht die Entstehung des Zuckerfermentes im Blute bedingen. Wenn nun aber auch geringe Quantitäten von Glykogen normaler Weise in Zucker übergehen sollten, so scheinen dieselben immerhin nicht im Verhältniss zu stehen zu den bedeutenden Glykogenmengen, welche in der Leber gebildet werden. Welche Umwandlungen aber abgesehen von der Zuckerbildung das Glykogen erfährt, und welche Bedeutung es für den thierischen Stoffwechsel besitzt, ist eine offene Frage. Ein unmittelbarer Uebergang in das Blut ist bei seiner geringen Diffusionsfähigkeit nicht anzunehmen; auch ist in dem Blute kein Glykogen nachzuweisen. Ebenso ist die Annahme Pavy's, dass das Glykogen zur Fettbildung verwendet und dann durch die Galle ausgeschieden werde, vorerst Hypothese. Nimmt man an, dass die Paarlinge der Gallensäuren getrennt entstehen, so würde sich nach dieser Hypothese auch die Cho-

lalsäure aus dem Glykogen ableiten lassen (s. oben 1, Anm.). Dass die verschiedensten Organe der Embryonen nach Bernard's Entdeckung Glykogen enthalten, mag vielleicht ein Fingerzeig für künftige Untersuchungen sein.

Während unter normalen Verhältnissen entweder kein oder sehr wenig Zucker aus dem Leberamylum hervorgeht, kann durch bestimmte Ursachen die Zuckerbildung bedeutend gesteigert werden. Es geht dann der Zucker in grosser Menge in das Blut über und wird im Harn ausgeschieden. Dies ist z. B. bei der in ihrem Ursprung noch dunkeln Zuckerharnruhr (Diabetes mellitus) der Fall. Bei Thieren sieht man dauernd oder vorübergehend Zuckerausscheidung auftreten: 1) In Folge von Einwirkungen auf gewisse Theile des Nervensystems. Hierher gehört vor Allem die Verletzung eines bestimmten Punktes in der Mittelfurche der vierten Hirnhöhle zwischen dem Ursprung des n. vagus und n. acusticus (Bernard's Diabetesstich). Einen vorübergehenden Diabetes hat man ferner beobachtet nach Reizung des centralen Endes vom durchschnittenen nerv. vagus (Bernard) nach Reizung des Rückenmarks (Schiff, Moos) und nach Durchschneidung der nervi sphanchnici (Graefe, Hensen). 2) In Folge von Störungen der Athmung. So sieht man bei Asphyxie, im Gefolge der Aether-, Chloroform- oder Morphiumnarkose Zucker im Harn auftreten (Pavy, Schiff). Auch der zuweilen nach Curarevergiftung entstehende Diabetes (Bernard) ist wahrscheinlich durch die Lähmung der Athmungsmuskeln bedingt, da er nach Schiff nicht beobachtet wird, wenn man die künstliche Respiration unterhält. 3) Durch allgemeine oder örtliche Circulationsstörungen. So fand Schiff in Folge der Zurückhaltung oder Verlangsamung des Blutstroms in einem Theil des Gefässsystems, nach der Unterbindung und Compression grösserer Gefässe, wie der Schenkelgefässe, Zucker im Harn und in der Leber. — Die Vermuthung liegt nahe, dass die verschiedenen Bedingungen, unter denen wir hier das Glykogen in Zucker übergehen sehen, auf eine gemeinsame Ursache zurückzuführen seien. Allen jenen Bedingungen ist aber die Hervorrufung von Hemmungen des Blutstroms gemeinsam, insbesondere deuten auch die unter 1 erwähnten nervösen Einflüsse auf eine Betheiligung der vasomotorischen Nerven hin. Schiff hat daher die Hypothese aufgestellt, dass im stagnirenden Blut ein Ferment sich bilde, welches durch die Leber geführt Glykogen in Zucker umwandele. Bedarf auch diese Hypothese noch der exacteren Bestätigung, so ist sie doch immerhin geeignet, einstweilen die Thatsachen unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt zusammenzufassen.

Bernard unternahm, nachdem er zuerst in der Leber Zucker gefunden hatte, das Experiment des Diabetesstichs in der Absicht, den Einfluss der Vagusursprünge auf die Zuckerbildung zu untersuchen. Er glaubte zu finden, dass die Durchschneidung der Vagi die Zuckerbildung hemme, und wollte daher den Einfluss,

welchen die Reizung der Vagusursprünge hat, erforschen. Es wurde jedoch alsbald von Schrader geltend gemacht, dass die wirksame Verletzungsstelle am Boden der vierten Hirnhöhle gar nicht die Ursprungsstelle des Vagus ist, und dass auch nach Durchschneidung dieses Nerven jene Verletzung noch wirksam bleibt, während Reizung des peripherischen Vagusendes keine Zuckerbildung hervorruft, was von Bernard selbst bestätigt wurde. Später entdeckten dann Bernard und Hensen ziemlich gleichzeitig das Glykogen in der Leber. Damit wurde die Ansicht massgebend, dass alle den Diabetes erzeugenden Ursachen durch eine Beschleunigung der auch normaler Weise stattfindenden Glycogenumwandlung wirkten. Schiff und Moos führten, da sie durch Reizung des Rückenmarks mit Inductionsströmen oder durch Strychnintetanus gleichfalls Diabetes erzeugen konnten, diesen auf eine Erregung der vasomotorischen Nerven der Leber zurück, während Gräfe und Hensen nach ihren Versuchen an den Splanchnici eher eine Lähmung dieser Nerven supponirten. Von Schiff wurden beide Ansichten vereinigt, indem er einen Erregungsdiabetes und einen Lähmungsdiabetes unterschied. Neuerdings hat S. diese Ansicht wieder aufgegeben, da er durch seine Versuche über den Einfluss localer Circulationsstörungen auf die oben auseinandergesetzte Hypothese geführt wurde. In dieser schliesst sich S. der zuerst von Pavy aufgestellten Meinung an, dass das Ferment für die Zuckerumwandlung nicht in der Leber sondern im Blute entstehe. Nach Pavy geht nämlich in das Blut injicirtes Glykogen in Zucker über, ebenso nach Schiff injicirter Stärkekleister, letzterer aber nur, wenn er aus Granulose und Cellulose bestehe, während Granulose allein nicht die Umwandlung erfahren soll. Die ferner von Pavy aufgestellte Ansicht, dass die Zuckerbildung in der Leber lediglich eine Leichenerscheinung sei, haben ausser Schiff auch Ritter und Meissner adoptirt. Wie nach dieser Ansicht die Umwandlung, so bietet übrigens auch der Ursprung des Glykogens noch viele Dunkelheiten. Seine chemische Zusammensetzung und seine reichliche Erzeugung in Folge von Amylum- und Zuckerzufuhr würden für eine directe Entstehung aus den Kohlenhydraten der Nahrung sprechen, wenn nicht eine Rückverwandlung des Zuckers in Glykogen schwer denkbar wäre. Wir müssen daher wohl annehmen, dass die Zufuhr der Kohlenhydrate nur indirect die Glykogenerzeugung befördert, indem sie eine aus anderer Quelle (vielleicht aus einer Spaltung der Eiweisskörper) hervorgehende Bildung dieser Substanz begünstigt *)

3) Blutveränderung in der Leber. Da die überwiegende Menge des einströmenden Blutes der Pfortader, nur ein kleiner Theil der Leberarterie angehört, welcher letztere mit dem sonstigen arteriellen Blut übereinstimmt, so sind hier vorzugsweise nur die Unterschiede des Pfortader- und des Lebervenenblutes in Betracht zu ziehen. Das Pfortaderblut ist nach den Analysen von Lehmann und C. Schmidt

*) Bernard, leçons de physiologie, Paris 1855. Hensen, Verhandl. der phys.-med. Ges. in Würzburg, Bd. 7. Moos, Archiv f. wissensch. Heilk. Bd. 4. Schiff, Untersuchungen über die Zuckerbildung in der Leber, Würzburg 1859; und journ. de l'anat. et phys. 1866. Pavy, researches on the nature and treatment of Diabetes, London 1862, und med. times, 1865. Ritter, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 24.

reicher an Wasser, Hämatin, Albumin, Salzen, Fetten und anscheinend auch reicher an Fibrin als das Lebervenenblut, dieses führt dagegen relativ mehr Lymphkörperchen, Extractivstoffe und Zucker. Der Zucker, im Pfortaderblut höchstens in Spuren nachzuweisen, kommt im Lebervenenblut in reichlicherer Menge vor; dies gilt jedoch in minder hohem Grade für das Blut der normalen Leber des lebenden Thieres (s. oben). Fibrin fand Lehmann fast keines in der Lebervene, indem dasselbe entweder nur unvollkommen oder gar nicht gerann. Die Ursache dieser Erscheinung liegt aber nach David darin, dass das Lebervenenblut sehr arm an gelöster fibrinoplastischer Substanz (Globulin) ist, da die letztere theils in Folge des Reichthums an CO_2, theils in Folge der bedeutenden Concentration des Lebervenenblutes und seines geringen Gehalts an Alkalien sich ausscheidet, ehe sie mit dem Fibrinogen zusammentrifft. Letzteres ist dagegen in genügender Menge vorhanden, Zusatz eines globulinhaltigen Serums bewirkt daher alsbald eine Fibringerinnung, die sogar reichlicher ist als im Pfortaderblute. An Wasser und Salzen, namentlich Alkalien, ist das Lebervenenblut durch die Gallenausscheidung verarmt; ebenso an Hämatin, das zum Theil in den Gallenfarbstoff übergegangen ist. Dagegen sollen sich nicht nur neue Lymphkörperchen, sondern nach Lehmann auch neue, hämatinärmere Blutkörperchen gebildet haben. Die rothen Blutkörperchen der Lebervene sollen ausserdem kleiner, mehr sphärisch als diejenigen der Pfortader sein und weniger leicht Wasser imbibiren. Man hat hieraus geschlossen, die Leber sei, ähnlich der Milz, ein Organ, in welchem massenhaft Blutkörperchen untergehen und neue gebildet werden. Doch sind die Ergebnisse der Vergleichung des in die Leber ein- und aus ihr austretenden Blutes in den hier massgebenden Punkten noch zu unsicher, um diesen Schluss zu erlauben. Vielmehr müssen wir vorerst dahingestellt lassen, ob die Unterschiede zwischen Pfortader- und Lebervenenblut sich im wesentlichen aus der Abscheidung der Galle erklären, oder ob noch weitergehende Veränderungen vorliegen, vermöge deren der Leber ausserdem eine Function als Blutbereitungsorgan zukommt.

Nach der Methode von C. Schmidt fand Lehmann im Pfortaderblut mit Fleisch gefütterter Hunde 44—45 proc., im Lebervenenblut 64—74 proc. feuchter Blutzellen. Im Pfortaderblut von Pferden fand derselbe Beobachter 25—60, im Lebervenenblut 57—77 proc. In 100 Theilen Serum von Pferdeblut war

	in der Pfortader	in der Lebervene
Albumin	8,19	7,13
Fett	0,36	0,26
Extractivstoffe, Salze	1,45	2,59.

Die in der letzten Reihe für das Lebervenenblut höhere Zahl rührt von dem unter die Extractivstoffe gerechneten Zucker her, dessen Menge nach Lehmann in diesem Blut zwischen 0,5 und 0,9 proc. schwankt. Der Wassergehalt des

Pfortader- und Lebervenenblutes war beim Pferde 92 und 89 proc., der Salzgehalt 7,8, und 7 proc.

Unter diesen Angaben sind insbesondere die auf den Blutkörperchengehalt bezüglichen ziemlich unsicher. Wie David hervorhebt, musste von Lehmann die, einige Zeit nach dem Tode, durch postmortale Säuerung sich ausscheidende fibrinoplastische Substanz den Blutkörperchen zugezählt werden und also das Blut der Lebervene an denselben reichlicher erscheinen. Verhinderte D. jene Ausscheidung, so ergab ihm das Lebervenenblut mehr Fibrin als das Pfortaderblut (6 — 8 gegen 2 — 4,5 p. m.), und diese Fibrinmenge nahm, wenn das Blut längere Zeit in der Leber stagnirte, noch erheblich zu (bis auf 10 — 12,6 p. m.). Die beiden Fibringeneratoren werden also in der Leber nicht vermindert sondern vermehrt. Wenn nun in Bezug auf die rothen Blutkörperchen bedeutende Irrthümer stattfanden, so verlieren natürlich auch die Angaben über Vermehrung der Lymphkörperchen ihren Werth Denn sollten die rothen Blutkörperchen an Zahl nicht zu- sondern abgenommen haben, so würde sich eine relative Zunahme der Lymphkörperchen ergeben, ohne dass auch nur ein solches wirklich entstanden wäre. Immerhin lässt die Angabe Hirt's, dass das Verhältniss der weissen zu den rothen Blutkörperchen in der Pfortader = 1 : 524, in der Lebervene aber = 1 : 136 sei, falls dieses Resultat sich bei wiederholten Zählungen bestätigen sollte, auch eine absolute Zunahme der Lymphkörperchen vermuthen.

Der Grund, wesshalb die von der Leber bereitete Galle nur in die Gallenwege, der aus dem Glykogen gebildete Zucker aber ausschliesslich in das Blut übertritt, ist nicht vollständig aufgeklärt. Nach den gewöhnlichen Diffusionsgesetzen müsste namentlich der Zucker gleichzeitig in die Galle und in das Blut übergehen. Die Galle bleibt aber, wie Mosler gefunden hat, selbst nach Injection beträchtlicher Zuckermengen ins Blut noch zuckerfrei. Nimmt man daher an, dass die gewöhnlichen Leberzellen gleichzeitig die Galle und die in die Blutgefässe übertretenden Stoffe bereiten, so muss man voraussetzten, dass dabei eine besondere chemische Anziehung noch wirksam sei. Henle hat zur Beseitigung dieser Schwierigkeiten die Hypothese aufgestellt, die Galle werde durch besondere, von ihm entdeckte Drüsen secernirt, die als einfache oder verzweigte Schläuche in den Gallencanälen liegen, die Leberzellen dagegen seien die Secretionsorgane des Glykogens. Hiernach müsste, da die Gallencanäle von der Leberarterie, die Leberzellen von der Pfortader versorgt werden, die Galle vorwiegend aus der Leberarterie, das Glykogen vorwiegend aus der Pfortader kommen. Wegen der Anastomosen beider Gefässe würde auch dann die Vertheilung der Function keine ausschliessliche sein. Aber selbst gegen eine nur vorwiegende Bildung der Galle aus der Leberarterie sprechen die Versuche von Schiff, welcher fand, dass nach Unterbindung der Leberarterie die Galle nach wie vor, und anscheinend in unverminderter Menge, gebildet wurde, während nach Unterbindung der Pfortader die Gallensecretion augenblicklich aufhörte und in kurzer Zeit der Tod erfolgte. Moos hatte aus seinen Versuchen geschlossen, dass die Gallensecretion durch Unterbindung der Pfortader nur vermindert werde. Mit Recht machte aber Schiff hiergegen geltend, dass für die Mitbetheiligung der Leberarterie an der Gallensecretion in den Versuchen von Moos kein Beweis liege, da die wenigen Tropfen Galle, die er in der Gallenblase nach Unterbindung der Pfortader vorfand, schon vor dem Versuch in derselben enthalten sein konnten. Bestätigt sich die Ansicht, dass das Glykogen unter normalen Verhältnissen gar nicht in Zucker übergeht,

sondern andere Umsetzungsproducte liefert, die in der Galle ausgeschieden werden, so verlieren natürlich diese Bestrebungen, für Glykogen und Gallenstoffe getrennte Secretionsheerde nachzuweisen, vollständig ihre Bedeutung*).

IV. Die Athmung.

§. 127. Uebersicht und Eintheilung.

Die Athmung ist derjenige Theil des Ernährungsprocesses, welcher die Aufnahme und Abgabe der gasförmigen Stoffe umfasst. Dieser Austausch der gasförmigen Nahrungs- und Absonderungsstoffe geschieht theils durch besondere Athmungsorgane, die Lungen (bei in Wasser lebenden Thieren die Kiemen), theils durch die gesammte Oberfläche der Haut. Wir unterscheiden daher die Lungenathmung und die Hautathmung. Aus beiden setzt sich der Gesammtgaswechsel zusammen.

1. Die Lungenathmung.

§. 128. Structur der Athmungsorgane.

Die Lunge ist im Wesentlichen eine traubenförmige Drüse. (Fig. 20, S. 179.) Sie unterscheidet sich von den gewöhnlichen acinösen Drüsen hauptsächlich dadurch, dass ihre einzelnen Endbläschen, die Lungenbläschen oder Malpighi'schen Bläschen, weniger von einander geschieden sind, sondern mehr als mit einander communicirende Ausbuchtungen der feinsten Verzweigungen der Ausführungsgänge, der Bronchien, sich darstellen. Dadurch bekommt die Lunge auf ihrer Oberfläche und auf Durchschnitten nicht das körnige Aussehen der acinösen Drüsen, sondern man bemerkt die Begrenzung der einzelnen Bläschen nur an den umgrenzenden Gefässen, und ebenso sind die aus mehreren Bläschen bestehenden so genannten Lungenläppchen nur durch die gröberen Verästelungen der Gefässe von einander getrennt. Die Wandungen der $^{1}/_{15}$ — $^{1}/_{20}$''' messenden Lungenbläschen bestehen aus homogener Bindesubstanz. Ob diese Endbläschen auf ihrer Innenflache ein Epithel aus rundlichen abgeplatteten Zellen tragen oder frei von Epithel sind, ist noch Streitfrage. Nach aussen ist das Bläschen von einem sehr dichten Capillarnetz umhüllt. Die grösseren Läppchen werden durch ein

*) Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2. Mosler, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 13. David, über die Gerinnung des Lebervenenblutes, Dorpat 1866.

reichlich mit elastischen Elementen untermengtes Bindegewebe zusammengehalten. Die feinsten Bronchialäste, an welchen die Lungenbläschen ansitzen, haben dieselbe homogene Wandung wie diese; sehr bald aber verdickt sich dieselbe, indem zunächst eine fibröse Hülle und sehr bald auch zwischen dieser und der innern Membran eine ringförmige Muskellage sie umgibt; ebenso treten schon an Canälchen von $^1/_{10}$''' Durchmesser kleine Knorpelplättchen in der Wandung auf, die unter der fibrösen Hülle liegen. An den grossen Bronchien und der Luftröhre sind die Knorpelplättchen zu Halbringen geworden, und die quere Muskelschichte füllt nunmehr nur noch den nach hinten gelegenen freien Raum zwischen den Enden der knorpeligen Halbringe aus. Das Plattenepithel der kleinsten Bronchialäste wandelt sich, ebenfalls allmälig, in ein Flimmerepithel um, indem zunächst nur die abgeplattete Form der Zellen in die cylindrische übergeht und dann erst auf den einzelnen Cylindern Wimperhaare erscheinen; die unter dieser Epithellage befindliche Membran endlich hat den Charakter einer gewöhnlichen Schleimhaut angenommen.

Die Lunge besitzt, gleich der Leber, zweierlei blutzuführende Gefässe, die Bronchialarterien und die Lungenarterie, sie hat dagegen, verschieden von der Leber, auch zweierlei blutabführende Gefässe, Bronchialvenen und Lungenvenen. Die Bronchialgefässe sind die Ernährungsgefässe des Lungengewebes, sie versorgen die Bronchien, Bronchialdrüsen und Gefässe (als vasa vasorum) mit Blut und gehen theils in besondere Venen, Bronchialvenen, über, theils münden ihre Capillaren in das Capillarnetz der Pulmonalarterie. Das letztere verzweigt sich in den Lungenbläschen. Das Lungengewebe ist ferner reich an Lymphdrüsen und Lymphgefässen. Seine Nerven empfängt es vom Vagus und Sympathicus, die das vordere und hintere Lungengeflecht bilden und noch innerhalb der Lungensubstanz zu zahlreichen kleinen Ganglien treten.

Als chemische Bestandtheile des Lungengewebes sind, abgesehen von den Gewebsstoffen, die verschiedenen Producte der Gewebszersetzung, Harnsäure, Leucin, Taurin, Inosit, nachgewiesen. Ausserdem fand Verdeil eine eigenthümliche stickstoffhaltige Säure (Lungensäure), die zum Theil wenigstens ein Product postmortaler Zersetzung zu sein scheint und die stark saure Reaction des Gewebes nach dem Tode bedingt. An Salzen finden sich vorwiegend phosphorsaure und Natronverbindungen.

Die Formbeschaffenheit der Endbläschen der Lunge wurde zuerst von Moleschott richtig erkannt, welcher zeigte, dass dieselben nicht, wie an andern acinösen Drüsen, gegen einander abgeschlossen sind, sondern vielfach communiciren. Ueber die Ausbreitung des Epithels in den Lungenbläschen herrscht noch eine Controverse. Nach Remak, Eberth, J. Arnold u. A. findet sich in den Lungenbläschen ein Plattenepithel, das jedoch nach den letzteren Beobachtern

Lücken lässt, so dass die Gefässe epithelfrei sind. Nach Henle, Zenker, Luschka u. A. beginnt hingegen das Epithel erst in den Bronchien; nach Henle sind Kerne in der Membran der Lungenbläschen für Epithel gehalten worden. Uebrigens wird allgemein zugegeben, dass in den Lungenbläschen der Embryonen eine Epithelbekleidung sich finde, und deutet Luschka die auch von ihm zuweilen in den Lungenbläschen erwachsener Thiere gefundenen Epithelzellen als Reste jenes embryonalen Zustandes*).

§. 129. Die Athembewegungen.

Die Bewegungen des Athmens bestehen in rhythmischen Veränderungen des Raumes der Brusthöhle, welche durch die in bestimmten Pausen auf einander folgenden Zusammenziehungen und Erschlaffungen gewisser Muskeln bewirkt werden. Da die Lunge genau der Innenwand des Brustkastens anliegt, so folgt sie jeder Bewegung desselben. Den Veränderungen des Raumes der Brusthöhle entsprechen daher genau gleich grosse Veränderungen des Lungenvolums. In dem Maasse aber als die Lunge ausgedehnt wird, wird die Spannung der in ihr befindlichen Luft verringert, und muss zur Herstellung des Gleichgewichts zwischen Atmosphäre und Lungenluft durch Nase und Mundhöhle Luft in die Lunge eindringen. Wenn die Lunge durch Verengerung des Brustraumes zusammensinkt, wird hingegen die Spannung der in ihr befindlichen Luft vergrössert, und es muss nun zur Herstellung des Gleichgewichts Luft aus der Lunge in die Atmosphäre austreten. Die mit Luftaufnahme verbundene Erweiterung des Brustraums nennt man Einathmung (Inspiration), die mit Ausstossen von Luft verbundene Verengerung des Brustraums Ausathmung (Exspiration). Eine aufeinanderfolgende In- und Exspiration zusammen bezeichnet man als eine Athmung.

Die Zahl der Athmungen in einer bestimmten Zeit wechselt bei verschiedenen Menschen. Beim Erwachsenen beträgt sie nach Hutchinson im Mittel 16—24, schwankt aber in den Extremen zwischen 9 und 40; beim Neugeborenen ist sie nach Quetelet im Mittel 44 (schwankend zwischen 23 und 70). Die Athemfrequenz nimmt also mit dem Alter ab. Sie steht hierin wie überhaupt in genauer Beziehung zur Pulsfrequenz: im Mittel kommt nämlich auf 4 Herzpulse eine Athmung. Jede Ursache, welche die Pulsfrequenz vergrössert, beschleunigt auch die Anzahl der Athemzüge.

Der Rhythmus der Athmungen ist ein sehr regelmässiger. Die Inspiration ist stets kürzer als die Exspiration, nach Vier-

*) Moleschott, de Malpighianis pulmonum vesiculis, Heidelberg 1845. Eberth, Archiv f. pathol. Anat., Bd. 24. J. Arnold, ebend. Bd. 27 u. 28. Colberg, Archiv. f. klin. Med. Bd. 2.

ordt im Verhältniss von 10 : 14—24. Die Inspiration geht unmittelbar in die Exspiration über. Vor jeder neuen Inspiration dagegen kommt eine Pause, die $^1/_5$—$^1/_3$ der Dauer einer Athmung ausmacht. In- und Exspiration beginnen langsam, steigen dann mit beschleunigter Geschwindigkeit an und verlieren sich zuletzt wieder sehr allmälig.

Quetelet hat für die Veränderungen der Athemfrequenz mit dem Alter folgende Tabelle gegeben:

	Max.	Min.	Mittel.
Neugeborene	70	23	44
5 Jahre	32	—	26
15—20 J.	24	16	20
20—25 J.	24	14	18,7
25—30 J.	21	15	16
30—50 J.	23	11	18,1.

Vierordt hat an sich selbst im Mittel nur 11,9 Respirationen gefunden. Die Zahl von Hutchinson stützt sich auf die Beobachtung an 1897 männlichen Individuen. Die Regel, dass auf 4 Herzpulse ein Athemzug kommt, ist natürlich nur eine annähernde; sie verliert namentlich ihre Gültigkeit dann, wenn die Zahl der Athmungen sehr gering ist, in welchem Falle die Pulsbewegung um mehr als das 4fache grösser zu sein pflegt. Ueber den Rhythmus der Athembewegungen suchten Vierordt und G. Ludwig Aufschluss zu gewinnen, indem sie die Bewegungen der Bauchwände beim Athmen mittelst eines Fühlhebels auf den rotirenden Cylinder des Kymographions aufzeichnen liessen. Sie haben dabei die oben angegebenen Mittelzahlen erhalten*).

Die Formveränderungen des Brustkastens bei der Einathmung bestehen in einer Erweiterung desselben in allen seinen Durchmessern; bei der Ausathmung kehrt er wieder zu seiner ruhenden Form zurück. Der Breite- und Tiefedurchmesser des Brustraums wird durch die Bewegung der Rippen, der Längsdurchmesser durch das Herabsteigen des Zwerchfells, bei tiefen Inspirationen ausserdem durch Hinaufsteigen des Schlüsselbeins und Streckung der Wirbelsäule vergrössert. Die Rippen sind hinten mit den Wirbelkörpern, vorn mit dem Brustbein durch Gelenke verbunden. Die vordere Verbindung liegt tiefer als die hintere und rückt bei den unteren Rippen relativ immer tiefer herab. Jede Rippe führt nun eine zusammengesetzte Bewegung aus. Ihr vorderes Ende wird nämlich etwas in die Höhe geführt, durch die vereinigte Wirkung aller Rippen wird daher das Brustbein gehoben. Diese Bewegung ist aber an den unteren Rippen wegen ihres schrägeren Verlaufs viel beträchtlicher als an den oberen. Ausserdem führt jede Rippe eine zweite Bewegung um eine durch ihre beiden Ansatzpunkte von vorn nach hinten gelegte Axe aus. Durch die Hebungsbewegung der Rippen

*) Hutchinson, Art. Thorax in Todd's Cyclop. f. Anatom. und Physiol. Quetelet, sur l'homme. Vierordt, Art. Respiration im Handwörterb. der Physiol. Vierordt und Ludwig, Archiv f. physiol. Heilk., Bd. 14.

wird der Tiefedurchmesser, durch die Drehungsbewegung derselben wird der Breitedurchmesser des Brustraums vergrössert. Die Verlängerung des Brustraums geschieht bei ruhigem Athmen auf Kosten des Bauchraums durch Hinabsteigen des Zwerchfells, bei sehr tiefem Athmen zugleich nach oben hin durch Hinaufziehen des Schlüsselbeins und der Schulter. Bei ruhigem Athmen wird daher der obere Theil des Bauchs durch den Druck des herabsteigenden Zwerchfells während der Inspiration etwas hervorgetrieben, bei tiefem Athmen hingegen wird, da das Zwerchfell der Aufwärtsbewegung der Rippen folgen muss, der Bauch etwas eingezogen.

Die Formveränderungen des Thorax beim Athmen zeigen bemerkenswerthe Unterschiede beim männlichen und beim weiblichen Geschlechte. Beim Manne überwiegt das Hinabsteigen des Zwerchfells, beim Weibe die Bewegung der Rippen, bei jenem ist daher die Bewegung der Bauchwand (das Abdominalathmen), bei diesem die Bewegung des Thorax (das Costalathmen) ausgesprochener.

Sibson untersuchte die Veränderungen des Tiefedurchmessers der Brust und des Bauchs an verschiedenen Stellen mittelst eines besonderen Instrumentes (Thoracometer). Er fand dieselben bei ruhigem Athmen am obern Theil des Thorax 0,03—0,07 engl. Zolle, in der Gegend der 10. Rippe 9 – 10, in der Mitte des Bauchs 25 — 30 und tiefer unten wieder 8—9 engl. Zoll. Bei sehr tiefen Inspirationen nimmt diese Grösse um das 10- bis 30fache zu. Die Zunahme ist aber am obern Theil des Thorax viel beträchtlicher als am untern und am Bauch. Bei möglichst tiefer Inspiration betrug die Ausdehnung am obern Theil des Thorax 1 Zoll, sie sank dann vom Ende des Brustbeins an bis zur 10. Rippe allmälig auf 0,6 und stieg am Bauch wieder auf 1 Zoll.

Die Ursachen der Geschlechtsverschiedenheiten in den Athembewegungen sind noch nicht völlig aufgeklärt. Auf die Kleidung lassen sich dieselben nicht zurückführen, da sie nach Hutchinson angeboren sind. Uebrigens kommen zuweilen beim Manne Annäherungen an den weiblichen und beim Weibe Annäherungen an den männlichen Respirationstypus vor*).

Die Muskelwirkung, welche die beschriebenen Formveränderungen verursacht, geht bei ruhigem Athmen fast ausschliesslich von dem Zwerchfell und den Zwischenrippenmuskeln aus, während bei sehr intensiven Athembewegungen auch die Strecker der Wirbelsäule und diejenigen am Schädel oder den oberen Extremitäten sich ansetzenden Muskeln, die vom Thorax entspringen, mitwirken. Da der Inhalt der Bauchhöhle stets unter einem Druck steht, der theils von dem Druck der Atmosphäre auf die Bauchdecken, theils von der Wirkung der Bauchmuskeln herrührt, während der durch Knochen fest geschlossene Brustraum vor dem Atmosphären- wie vor dem Muskeldruck gesichert ist, so wird das Zwerchfell während der Ruhe nach oben gegen die Brusthöhle gewölbt. Zieht es sich zusammen, so muss sich diese Wölbung mehr

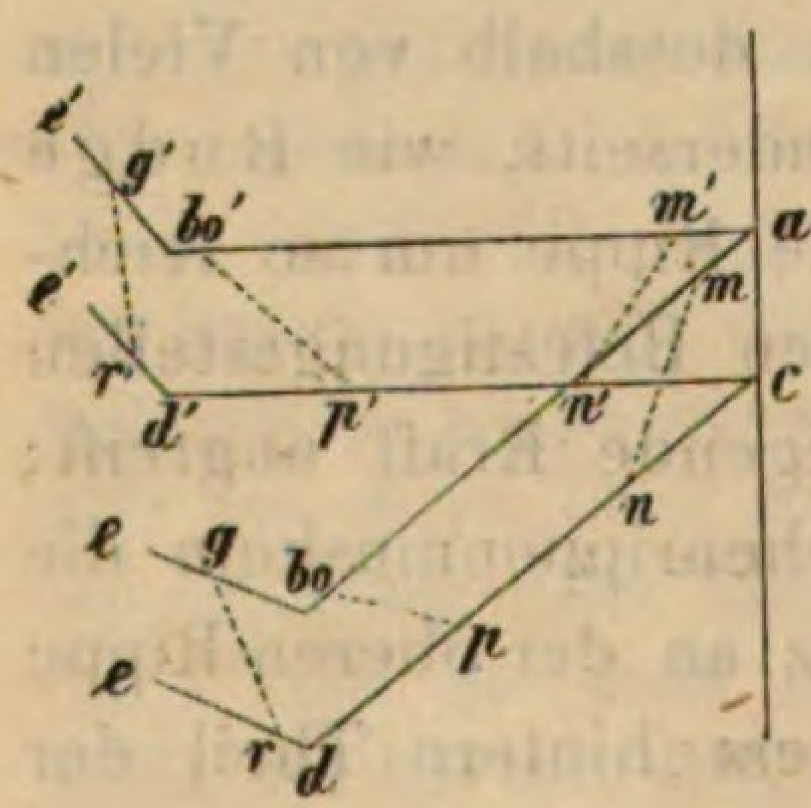
*) Sibson, Lond. med. chir. transactions, vol. 31. Hutchinson a. a. O.

oder weniger ausgleichen, indem die rothen Seitentheile des Zwerchfellgewölbes sich abflachen und herabsteigen. Das Zwerchfell muss somit die Brusthöhle in ihrem Längsdurchmesser vergrössern. Unter den Zwischenrippenmuskeln sind es vorzugsweise die äusseren, welche bei der Inspiration thätig sind. Jeder äussere Zwischenrippenmuskel läuft vom untern Rand einer Rippe schräg nach vorn und unten zum obern Rand der nächsten. Die Wirkung dieser Muskeln wird durch die ähnlich verlaufenden Rippenheber unterstützt. Die innern Zwischenrippenmuskeln gehen umgekehrt vom untern Rand einer Rippe schräg nach hinten zum obern Rand der nächsten. Nach ihrem Verlauf müssen die äussern Zwischenrippenmuskeln bei ihrer Verkürzung die Rippen nach oben ziehen und die Zwischenrippenräume erweitern, die inneren Zwischenrippenmuskeln üben die gleiche Wirkung jedenfalls mit ihren vordersten zwischen den Rippenknorpeln ausgespannten Bündeln aus, während von der weiter zurückgelegenen, zwischen den Knochen ausgespannten Abtheilung derselben ihrem Verlauf nach erwartet werden könnte, dass sie die Rippen nach unten ziehen und die Zwischenrippenräume verengern. Gegen die dieser Muskelportion desshalb von Vielen zugeschriebene Exspirationswirkung spricht aber anderseits, wie Budge hervorgehoben hat, dass nach dem Hebelgesetz jede Rippe um so leichter bewegt werden kann, je ferner von den beiden Befestigungsstellen (am Brustbein und an der Wirbelsäule) die bewegende Kraft angreift; darnach müssen die innern wie die äussern Zwischenrippenmuskeln die Rippen nach oben ziehen, da bei beiden der Ansatz an der oberen Rippe der relativ festere Punkt ist. Sollte aber auch dem hintern Theil der innern Zwischenrippenmuskeln eine abwärts ziehende Wirkung zukommen, so könnte dieselbe doch nur sehr geringfügig sein, im Vergleich zur Wirkung der äussern und der vordern Portion der innern Zwischenrippenmuskeln. Vielleicht hat daher dieser Verlauf der Fasern nur den Zweck, der die Rippen zugleich nach hinten ziehenden Wirkung der äussern Zwischenrippenmuskeln einigermassen das Gleichgewicht zu halten. Auch die Beobachtung am blossgelegten Thorax scheint für die Inspirationsfunction aller Zwischenrippenmuskeln zu sprechen.

Bei ruhigem Athmen findet hiernach nur während der Einathmung eine active Muskelwirkung statt, indem das Zwerchfell und die Zwischenrippenmuskeln sich contrahiren, bei der Ausathmung wird das Zwerchfell durch den höheren Druck in der Bauchhöhle von selbst wieder nach oben gedrängt, und der ausgedehnte Thorax kehrt durch seine Elasticität zur früheren Form zurück. Bei starken Athmungsbewegungen tritt dagegen sowohl für In- als Exspiration noch eine Reihe anderer Muskeln in Thätigkeit. Diese sind ausser den Streckern der Wirbelsäule, welche zugleich bei der Vergrösserung des Längendurchmessers der Brust mitwirken können, Muskeln, die theils von der Wirbelsäule, theils vom Schädel, theils vom Schulterblatt oder Arm entspringend sich am Brust-

kasten inseriren. Diese Muskeln wirken hierbei in einer Richtung, die ihrer normalen Wirkung gerade entgegengesetzt ist, indem sie den sonst beweglichen Punkt (an Kopf, Schulter, Arm) zum festen Punkt und den sonst festen Punkt am Thorax zum beweglichen Punkt machen. Die Muskeln können daher auch nur in solcher Weise wirken, wenn jene sonst beweglichen Punkte entweder durch andere Muskeln oder durch äussere Hülfsmittel fixirt sind. Die tiefe Exspiration wird namentlich durch die das Zwerchfell gewaltsam in die Höhe treibende Bauchpresse ausgeführt.

Die Ansichten über die Function der Intercostalmuskeln haben sich seit dem hierüber zwischen Haller und Hamberger geführten Streit noch immer nicht geeinigt. Haller nahm auf Vivisectionen gestützt an, dass äussere und innere Intercostalmuskeln als Inspiratoren wirken, Hamberger erklärte, nur die äussern und der zwischen den Knorpeln ausgespannte Theil der innern Zwischenrippenmuskeln (mm. intercartilaginei) könnten inspiratorisch wirken, der hintere Theil der letztern müsse eine exspiratorische Wirkung haben. Er stützte sich dabei auf folgendes Schema. Es seien (Fig. 48) ab und cd die Richtungen des knöchernen Theils zweier Rippen. Gehen diese bei der Inspiration in die Stellungen ab′ und cd′ über, so nimmt zugleich ein Muskel von der Lage mn (intercostal. ext.) die Lage m′n′ an, offenbar hat er sich dabei verkürzt, d. h. er ist ein Inspirationsmuskel. Ein Muskel von der Lage op (intercostal. int.) dagegen geht in die Lage o′p′ über, wobei er sich verlängert, d. h. er ist ein Exspirationsmuskel. Anders verhält es sich wieder mit den zwischen den Knorpeln gelegenen Portionen der Intercostales interni. Die Knorpel haben die Stellungen be, de; bewegen sie sich aufwärts in die Stellungen b′e′, d′e′, so muss ein zwischen ihnen ausgespanntes Muskelbündel von der Richtung gr in die Richtung g′r′ übergehen, d. h. sich verkürzen. Gegen diesen Beweis, dem sich neuerdings Donders, Ludwig, Traube u. A. im Wesentlichen angeschlossen haben, lässt sich einwenden, dass er kein wahres Schema des wirklichen Verhaltens gibt. Die Rippen sind nämlich sehr ungleich beweglich. Die obersten bleiben fast vollkommen fixirt während der Ein- und Ausathmungsbewegungen. Eine Erweiterung der Zwischenrippenräume, wie das Schema voraussetzt, findet daher mindestens am obern Theil des Thorax nicht statt. Wo die Zwischenrippenräume sich erweitern (nach Sibson geschieht es an den vier untern Rippen), da müssen dann allerdings die hintern Bündel der Intercostales interni bei der Inspiration gedehnt und bei der Exspiration verkürzt werden. Damit ist bewiesen, dass diesen Bündeln eine inspiratorische Function nicht zukommen kann. Es ist aber damit noch nicht bewiesen, dass sie auch eine exspiratorische Function haben, da es nicht ausgemacht ist, ob sie bei der Exspiration sich verkürzen. Vielmehr wäre es denkbar, dass sie in der oben angedeuteten Weise Hülfsmuskeln der Inspiration sind, indem sie zwar zur Erweiterung des Brustraums nichts beitragen, aber die nach hinten gehende Componente des Zugs der Intercostales externi aufheben.


Fig. 48.

Die bei der tiefen Inspiration wirkenden Muskeln sind die musculi scaleni, serrati postici, sternocleidomastoidei, die Strecker der Wirbelsäule, die Rumpf-

schulterblatt- und Rumfarmmuskeln; davon pflegen namentlich die letztern, welche zur Wirkung auf den Thorax die Fixation von Schulter und Arm erfordern, nur bei intensiver Athemnoth in Thätigkeit zu kommen. Zur tiefen Exspiration wirken die Muskeln der Bauchpresse, vielleicht ein Theil der innern Zwischenrippenmuskeln (s. oben), der triangularis sterni, der die Rückkehr der Rippenknorpel in die Exspirationsstellung befördert, und die Beuger der Wirbelsäule *).

§. 130. Athemgrösse und Respirationsdruck.

Die Luftmenge, welche die Lunge enthält, ist im normalen Zustand veränderlich theils nach dem Volum der Lunge, theils nach der in Folge von In- oder Exspiration gerade stattfindenden Erweiterung oder Verengerung des Brustraums. Die gesammte Quantität Luft zu bestimmen, welche die Lunge vermöge ihres Volumens fassen kann, ist während des Lebens unmöglich. Man sucht aber den relativen Luftraum einer Lunge annähernd festzustellen, indem man dasjenige Luftvolum misst, welches nach der tiefsten Inspiration durch die tiefste Exspiration aus der Lunge entleert wird. Dieses Luftvolum wird als die Athemgrösse oder vitale Capacität der Lunge bezeichnet.

Die vitale Capacität schwankt beim Erwachsenen unter normalen Verhältnissen zwischen 2000 und 4500 Cub.-Cm., nach Hutchinson beträgt sie bei kräftigen Männern im Mittel 3770 Cub.-Cm. Sie ist bei Männern grösser als bei Frauen, steigt von der Geburt an bis zum 35. Jahr und nimmt dann wieder allmälig ab. Sie zeigt ferner zahlreiche individuelle Verschiedenheiten. Diese lassen sich meistens annähernd nach dem Volum des Brustkastens bemessen. Da letzteres im Allgemeinen sich ungefähr nach der Körpergrösse und dem Brustumfang richtet, so hat man bestimmte Beziehungen zwischen diesen Factoren der Gestalt und der vitalen Capacität aufzufinden gesucht. Nach Hutchinson genügt es, weun die Körpergrösse berücksichtigt wird, nach Arnold ist ausserdem der Brustumfang, sowie die Beweglichkeit der Brust von wesentlichem Einflusse. Wo nach Berücksichtigung dieser Factoren eine auffallend niedrige vitale Capacität gefunden wird, da pflegt man einen pathologischen Zustand des Lungengewebes zu vermuthen. Aus diesem Grunde wird die Untersuchung der vitalen Capacität zur Diagnose von Lungenerkrankungen angewandt.

Die als vitale Capacität gefundene Luftmenge gibt aber nicht die gesammte Luftquantität, welche die Lunge fassen kann, sondern selbst nach der tiefsten Exspiration bleibt noch immer rückständige Luft

*) Hutchinson, med.-chir. transactions vol. XXIX. Sibson, ebend. vol. XXXI. Ludwig, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2. Budge, Archiv f. physiol. Heilk., n. F. Bd. 1. Bäumler, über die Wirkung der Zwischenrippenmuskeln, Dissertation, Erlangen 1860.

in der Lunge zurück. Diese kann nur an Leichen durch Eröffnung des Thorax aus der Lunge ausgetrieben werden. Ihre Menge ist zu 1400—2000 Cub.-Cm. gefunden worden. Die gesammte Luftmenge, welche die Lunge bei tiefster Inspiration fassen kann, würde hiernach 3400 – 6500 Cub.-Cm. betragen.

Die Untersuchung der vitalen Capacität geschieht mit Hülfe des von Hutchinson construirten Spirometers (Fig. 49). Derselbe besteht aus einem

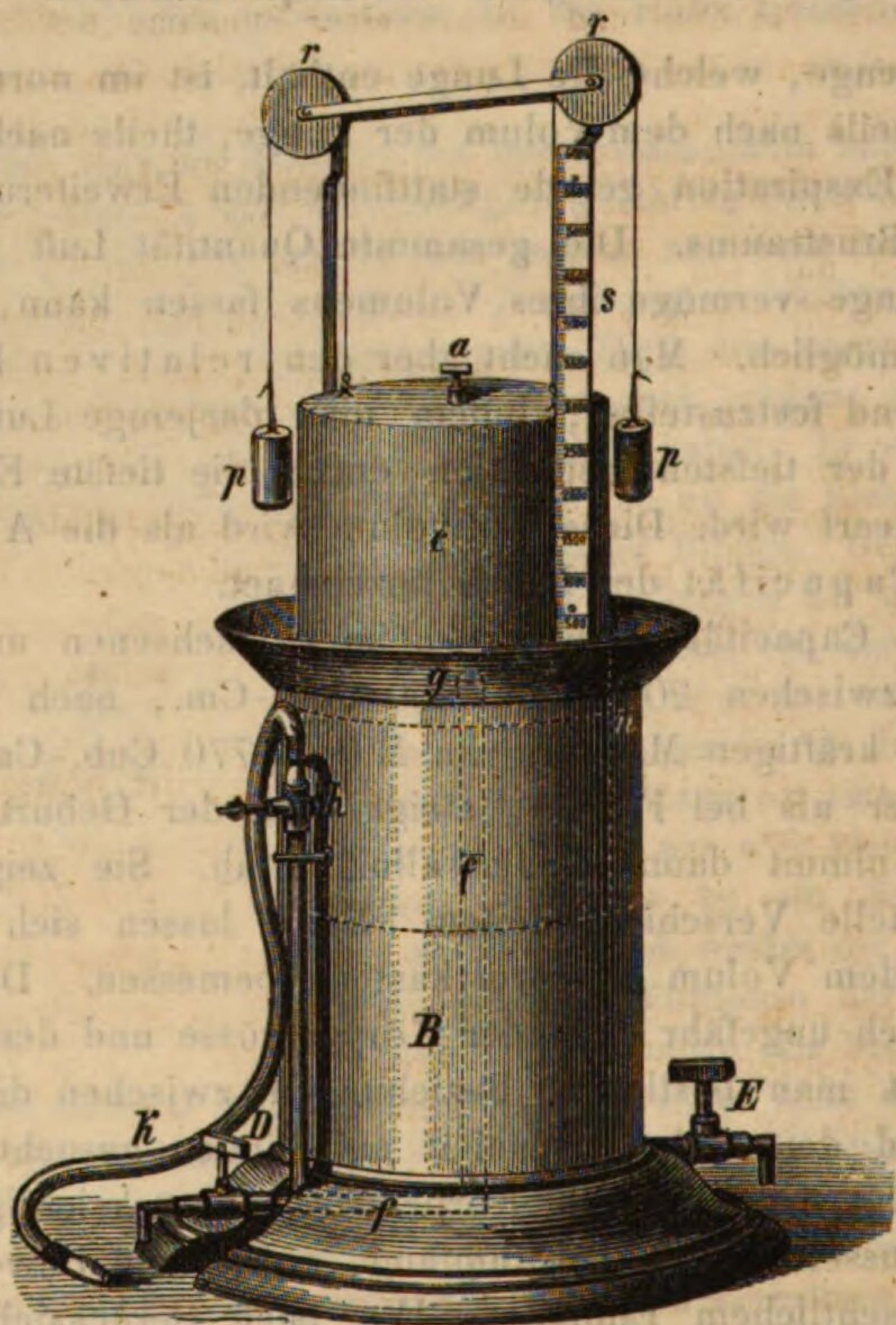


Fig. 49.

grossen Wasserbehälter von Blech B. In diesem befindet sich ein Cylinder C, der unten vollkommen offen ist und oben bei a eine verschliessbare Oeffnung hat. Der Cylinder C ist durch zwei Schnüre, die über die Rollen r laufen, mit den Gewichten p verbunden, welche genau dem Gewicht von C gleich sind, so dass der Cylinder in jeder Lage im Gleichgewicht bleibt. Aus dem Behälter B tritt unten eine Röhre f, die in der Axe des Cylinders in die Höhe läuft und hier bei g etwas über der Wasserfläche n mündet. Aussen bei h ist dieselbe durch einen Hahn verschliessbar, und sie steht hier mit dem Kautschukschlauch k in Verbindung; letzterer trägt ein Mundstück. Die Röhre f hat nach unten eine seitliche Ausflussöffnung mit einem Hahn D, den man öffnet, wenn etwa in die Röhre gekommenes Wasser entfernt werden soll. Ebenso hat der Behälter B unten einen Hahn E zur Entfernung überschüssigen Wassers. Um die vitale Capacität eines Menschen zu bestimmen, wird a geöffnet und C herabgelassen. Dann

lässt man, während a geschlossen und der Hahn h offen ist, durch k exspiriren, worauf C in die Höhe steigt. An der Scala s lässt sich direct die Luftmenge messen, die hierbei in C eingedrungen ist.

Nach Hutchinson entspricht bei einer Grösse zwischen 5 und 6 engl Zoll jeder Zoll in der Zunahme der Körpergrösse einer Zunahme der vitalen Capacität von 130 Cub.-Cm. Nach Arnold steht die Athemgrösse mit der Körperlänge und dem Brustumfang in einem solchen Zusammenhang, dass von einer Körperlänge von 150 Cm. und einem Brustumfang von 65 Cm. an einer Zunahme der Körperlänge um 2,5 Cm. und ebenso einer Zunahme des Brustumfangs um 2,5 Cm. ein Wachsthum der Athemgrösse um 150 Cub. Cm. entspricht, so dass also z. B., wenn gleichzeitig Körperlänge und Brustumfang jedes um 2,5 Cm. vergrössert wird, die vitale Capacität dann um 300 Cub.-Cm. zunimmt. Für Frauen gilt diese Regel mit der Beschränkung, dass für je 2,5 Cm. Körperlänge die Athemgrösse nur um 150 Cub.-Cm. wächst. Natürlich sind alle diese Zahlen nur Mittelzahlen und verlieren im einzelnen Fall häufig ihre Gültigkeit. Fabius und Buys-Ballot haben daher versucht, noch einen dritten für die Athemgrösse bestimmenden Factor, die Beweglichkeit des Thorax, mit in Rechnung zu ziehen. Je mehr man damit die wirklichen Bedingungen der Athemgrösse erschöpft, um so weniger sind natürlich die Resultate zu dem meistens dabei angestrebten Zwecke, nämlich zur Diagnose pathologischer Zustände mittelst der vitalen Capacität, unmittelbar zu brauchen, da die aufgenommenen Factoren, wie z. B. Brustumfang und Beweglichkeit des Thorax, selbst durch die pathologischen Zustände verändert werden *).

Das Volum des mittleren Athmens variirt beträchtlich bei verschiedenen Menschen, Vierordt fand es bei sich selbst im Mittel gleich 500 Cub.-Cm. (schwankend zwiscken 170 und 700). Die Menge der durch eine Exspiration ausgestossenen Luft nimmt ab mit der Frequenz der Athemzüge, aber bei weitem nicht in gleichem Verhältnisse, so dass bei frequenterer Athmung immerhin der Luftwechsel grösser ist. Ausserdem nimmt die mit einer Exspiration ausgestossene Luftmenge zu mit der vitalen Capacität der Lunge.

Nimmt man die mittlere Athemfrequenz zu 19 in der Min. an, so beträgt die in dieser Zeit aufgenommene und wieder ausgestossene Luftmenge $19 \times 500 = 9500$. Die durch eine Exspiration ausgestossene Luftmenge steht nach Vierordt zu der vitalen Capacität in dem constanten Verhältniss 1 : 4,75.

Da die Lunge stets, auch nach einer tiefen Exspiration, durch Luft ausgedehnt ist und vermöge ihrer Elasticität einen Druck auf diese Luft ausübt, so befindet sich die Wandung des Thorax immer unter einem um den Betrag der Lungenelasticität verminderten Atmosphärendruck, während aussen der volle Atmosphärendruck auf ihr lastet. Nach beendigter Exspiration hält die elastische Kraft der Lunge noch einer Quecksilbersäule von etwa 7,5 Mm. das Gleichgewicht, bei ruhigem Ein-

*) Hutchinson, on the capacity of the lungs, medico-chirurg. transactions, vol. 29. Arnold, die Athmungsgrösse des Menschen, Heidelberg 1855, Fabius, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 4. Donders, ebend.

athmen steigt dieselbe auf 8—9 Mm., durch die tiefste Inspiration kann sie auf 30—40 Mm. gesteigert werden. Die Inspirationsmuskeln müssen ausser den Widerständen am Thorax die elastische Kraft der Lunge überwinden, die Anstrengung dieser Muskeln wächst daher beträchtlich mit der Tiefe der Einathmung, während die Exspiration durch die elastische Kraft der Lunge und der Brustwände unterstützt wird. Hieraus erklärt es sich, dass, obgleich die Inspirationsmuskeln eine bedeutendere Kraft ausüben können als die Exspirationsmuskeln, dennoch der negative Inspirationsdruck kleiner als der positive Exspirationsdruck ist. Jener hält bei ruhigem Athmen nur einer Quecksilbersäule von 1 Mm., dieser dagegen einer solchen von 2—3 Mm. das Gleichgewicht. Bei sehr tiefem Athmen steigt der negative Inspirationsdruck auf — 57 Mm., der Exspirationsdruck auf + 87 Mm. Hg. (Donders).

Zur Messung der Lungenelasticität band Donders in die Luftröhre einer Leiche ein Quecksilbermanometer ein und öffnete den Thorax. Es stieg nun durch das Zusammenfallen der Lunge das Quecksilber in der Manometerröhre. Der so erhaltene Quecksilberdruck von 6—8 Mm. war gleich demjenigen Druck, unter welchem die Lunge nach der letzten tiefen Exspiration im Todesact noch ausgedehnt war, und welchem ihre Elasticität das Gleichgewicht hielt. Wurde zuvor eine gewisse Menge Luft in die Lunge geblasen, so dass diese in den Zustand der Inspiration kam, so wuchs mit der Ausdehnung der Druck und entsprechend auch die elastische Kraft der Lunge. Den Inspirations- und Exspirationsdruck hat zuerst Valentin gemessen, indem er in ein Manometer ein- und ausathmete. Er erhielt jedoch hierbei wegen der Saugkraft der Mundmuskeln viel zu grosse Werthe. Donders vermied diesen Uebelstand, indem er das Manometer mit einer der Nasenöffnungen verband*). Schätzt man mit Donders den Lungenwiderstand bei einer tiefen Inspiration zu 15 Mm., so beträgt die Muskelkraft bei der Inspiration 57 + 15 = 72 Mm. Bei der Exspiration sind umgekehrt etwa 20 Mm. für die elastische Kraft der Lunge in Abzug zu bringen, so dass die Muskelkraft für die tiefste Exspiration 87 — 20 = 67 Mm. beträgt.

§. 131. Abhängigkeit der Athembewegungen vom Nervensystem.

Eine beschränkte Stelle des verlängerten Marks, um die Ursprünge des Vagus und Accessorius, bildet das Centralorgan für die Athembewegungen; die Zerstörung dieser zuerst von Flourens entdeckten und als Lebensknoten (noeud vital) bezeichneten Stelle hebt augenblicklich die Respiration auf. Die Anregung der Athembewegungen geschieht theils unmittelbar in Folge automatischer Reizung jenes Athemcentrums, theils durch reflectorische Erregung von den innerhalb der Respirationsorgane sich verbreitenden sensibeln Nerven aus. In beiden Fällen ist es das an Kohlensäure reicher gewordene und an Sauerstoff

*) Valentin, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Donders, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 3.

verarmte Blut, welches dort direct auf Ganglienzellen, hier zunächst auf peripherische Nervenausbreitungen als ein Reiz wirkt, der dann innerhalb des verlängerten Marks auf die Ursprünge der Respirationsmuskeln übertragen wird. Die automatische Erregung des Athemcentrums wird durch die Thatsache erwiesen, dass nach Abtrennung aller sensibeln Nerven vom verlängerten Mark die Respirationsbewegungen fortdauern. Der Einfluss reflectorischer Erregungen auf diese Bewegungen wird durch den Erfolg der Reizung und Durchschneidung des Vagusstamms sowie des von ihm sich abzweigenden oberen Kehlkopfsnerven dargethan.

Die Reizung der im Vagusstamm von der Lunge kommenden Fasern beschleunigt nämlich die Athembewegungen und vermehrt die Athemgrösse, die Reizung des obern Kehlkopfsnerven, der die sensible Schleimhaut des Kehlkopfs mit Fäden versieht, verlangsamt dagegen die Athembewegungen und vermindert die Athemgrösse. Beide Einflüsse beruhen auf einer nach dem Centralorgane (centripetal) sich fortpflanzenden Erregung, denn nach der Durchschneidung der genannten Nerven hat die Reizung der centralen Stümpfe den nämlichen Erfolg, während diejenige der peripherischen Stümpfe ohne Wirkung bleibt. Wenn man die Reizung des centralen Vagusendes allmälig wachsen lässt, so kommen die Inspirationsmuskeln in derselben Reihe zur Thätigkeit wie bei steigender Athemnoth (zuerst das Zwerchfell, dann die Intercostales, die Levatores costarum, Scaleni u. s. w.), und bei stärkster Reizung entsteht endlich Stillstand der Athembewegungen durch dauernde, tetanische Zusammenziehung der Einathmungsmuskeln. Wir müssen daher annehmen, dass der Lungenvagus mit den Inspirationsmuskeln reflectorisch verknüpft ist. Von verschiedener Wirkung je nach ihrer Stärke ist dagegen die Reizung des obern Kehlkopfnerven: schwache Reizung erzeugt bloss Erschlaffung des Zwerchfells, stärkere Erregung zugleich Contraction der Exspirationsmuskeln. Wir können hiernach voraussetzen, dass dieser Nerv mit den Inspirationsmuskeln zu einem Hemmungsreflex, mit den Exspirationsmuskeln zu einem gewöhnlichen Erregungsreflexe verbunden ist. Die Durchschneidung des Vagusstammes am Halse bewirkt eine beträchtliche Verlangsamung der Athembewegungen, die sich erklärt aus der Trennung der erregenden Fasern des Lungenvagus von ihrem Reflexcentrum, während die hemmenden Fasern des höher oben abgehenden Laryngeus sup. mit dem ihrigen verbunden bleiben. Zugleich werden die Inspirationen tiefer, so dass die Athemgrösse, d. h. die während einer gewissen Zeit aufgenommene Luftquantität, nahehin ungeändert bleibt. Complicirt werden die Erscheinungen noch durch die gleichzeitige Trennung der Fasern des im Vagusstamm verlaufenden unteren oder motorischen Kehlkopfnerven (n. recurrens), indem in Folge der eintretenden Lähmung der Kehlkopfmuskeln die Stimmritze geschlossen wird und nun bei jeder Einathmung durch die Anstrengung der äussern Athmungsmuskeln durch Aspiration

vom Brustraum aus ventilartig geöffnet werden muss. Durchschneidung der unteren Kehlkopfnerven bewirkt daher, namentlich bei Kaninchen, für sich schon verlangsamtes Athmen, und die nach Durchschneidung des Vagusstammes eingetretene Verlangsamung wird durch eine Luftröhrenfistel, die das Athmen durch den Kehlkopf unnöthig macht, theilweise gehoben.

Dem Athemcentrum werden die automatischen Erregungen durch das Blut zugeführt, dessen Kohlensäure als Reiz auf die Ursprungsstellen der Inspirationsnerven einwirkt. Starke Kohlensäureanhäufung im Blute bewirkt heftige Inspirationsanstrengungen (Dyspnö); wird dagegen die Kohlensäure fortwährend künstlich aus dem Blute entfernt und demselben dafür Sauerstoff mitgetheilt, so hören die Respirationsbewegungen ganz auf (Apnö). Unterhält man die Athmung statt mit atmosphärischer Luft mit reinem Wasserstoffgas, wobei das Blut an Sauerstoff verarmt, während ihm zugleich die CO_2 entzogen wird, so erfolgt keine Dyspnö (Traube). Ebenso fehlt die letztere, wenn man dem Gehirn durch Compression der Kopfarterien vollständig sein Blut entzieht. Neben den hierbei auftretenden allgemeinen Krämpfen tritt der Krampf der Respirationsmuskeln nicht besonders hervor; dagegen beobachtet man, wenn gleichzeitig mit der Compression der Kopfarterien die Athmung unterbrochen wurde, im Moment wo das Blut wieder zugelassen wird, heftige Athemnoth (Thiry). Aus diesen Thatsachen ergibt sich, dass die CO_2-Anhäufung im Blute jedenfalls auf das Athemcentrum als Reiz wirkt, während der Sauerstoffmangel, den man vielfach allein oder neben der angehäuften CO_2 als Athmungsreiz betrachtet hat, nicht als solcher zu wirken scheint. Wie auf das Athemcentrum, so wirkt wahrscheinlich die Blut-CO_2 auch auf die Vagusausbreitung innerhalb des Lungengewebes, so dass die automatische Erregung des Athemcentrums durch jene peripherische Innervation einen Zuwachs empfängt. Auch andere sensible Nerven scheinen reflectorisch die Athembewegungen anregen zu können. Endlich gibt es gewisse Gifte, die gleich der CO_2, das inspiratorische Centralorgan direct erregen. So bebachtet man nach Vergiftung mit Nicotin bedeutende Steigerung der Athemfrequenz und selbst Inspirationskrampf; Vagusdurchschneidung ist auf diese Erscheinungen ohne Einfluss (Rosenthal).

Während demnach das Athemcentrum und wahrscheinlich auch der Lungen-Vagus durch gewisse Blutreize ihre Erregung empfangen, werden die Hemmungs- und Erregungswirkungen des oberen Kehlkopfnerven durch Reize, welche die Schleimhaut des Kehlkopfs treffen, ausgelöst. Da wir beobachten, dass Reize aller Art, insbesondere auch irrespirable Gase, durch ihre Einwirkung auf die Schleimhaut der Luftwege, zunächst Hemmung der Inspiration und sodann kräftige Exspirationsbewegungen in Folge reflectorischer Erregung verursachen, so hat der obere Kehlkopfnerv ohne Zweifel eine wichtige Bedeutung für den Schutz der Re-

spirationsorgane. Ausserdem mässigt er, wie die Erfolge der Vagusdurchschneidung beweisen, durch eine stetige Hemmungsinnervation die normalen Inspirationsbewegungen.

Früheren Beobachtern, wie Brachet, Arnold, Romberg, war nur der verlangsamende Einfluss der Vagusdurchschneidung auf die Athembewegungen bekannt, sie nahmen daher an, dass die sensibeln Vagusfasern entweder durch das von den Lungen aus erregte Gefühl des Athmungsbedürfnisses oder auf reflectorischem Wege die Athembewegungen erzeugten. Da diese Hypothese die Fortexistenz der Athembewegungen nach Durchschneidung der Vagi nicht erklärte, so nahm zuerst Volkmann das verlängerte Mark als das directe Respirationscentrum an. Dagegen hat neuerdings Rach eingewandt, dass neben dem Vagus noch andere sensible Nerven (s. unten) reflectorisch Athembewegungen auslösen; durchschnitt er die hintern Wurzeln der Halsnerven, mit Erhaltung der vordern motorischen Wurzeln, so sah er in der That die Athmung völlig stille stehen. Rach und v. Wittich glaubten daher die Athembewegungen lediglich als Reflexbewegungen betrachten zu müssen. Nach Rosenthal tritt aber jener Erfolg nicht ein, wenn man die Thiere bei der Operation vor bedeutenden Blutungen schützt.

Das antagonistische Verhältniss des Laryngeus superior zum Vagusstamm wurde von Rosenthal aufgefunden. Die widersprechenden Angaben früherer Beobachter (Budge, Eckhard, Traube), wornach schwächere Reizung des centralen Vagusstumpfes Stillstand des Zwerchfells im Inspirationskrampf, starke Reizung desselben Stillstand im Exspirationskrampf bewirken sollte, erklärte er daraus, dass bei starker elektrischer Reizung des Vagusstammes leicht Schleifen des reizenden Stromes auf den oberhalb abgehenden Laryngeus sup. überspringen. Budge, der dies leugnet, behauptet hingegen, dass in R.'s Versuchen der Phrenicus durch Stromesschleifen gereizt worden sei. Nach ihm ist der Vagus Erregungsnerv für das exspiratorische Athemcentrum: trotzdem gibt er zu, dass schwache Vagusreizung nicht nur die Inspirationen verstärke, sondern auch die Exspirationen schwäche. Anderseits hat Schiff die Beobachtungen Rosenthal's bestätigt und insofern erweitert, als er darauf hinwies, dass zwischen sehr vielen andern sensibeln Nerven und den Inspirationsnerven schwächere Hemmungsreflexe dieser Art existiren. Namentlich erfolgt bei Kaninchen und Meerschweinchen nach Reizung fast aller Hautnerven Verlungsamung der Athembewegungen. Schiff selbst erklärt übrigens die Erscheinungen nach der von ihm aufgestellten Hypothese der Hemmungswirkungen (vergl. §. 117 Anm.)

Dass die Blutkohlensäure auf das Athemcentrum als inspiratorischer Reiz wirke, vermuthete schon Volkmann. Erst Traube hat aber diese Frage durch Versuche zu entscheiden gesucht. Im Widerspruch mit den oben angeführten Beobachtungen dieses Forschers sah dann W. Müller bei der Einathmung reinen CO_2-Gases keine Dyspnö eintreten, hieraus und aus dem Zustand der Apnö, welcher auf die Sauerstoffsättigung des Blutes folgt, schloss Rosenthal, dass nicht die CO_2-Ladung, sondern der O-Mangel das Athemcentrum errege. Die Beobachtungen Müller's konnte jedoch Thiry nicht bestätigen. Zu einem beide Anschauungen vermittelnden Ergebnisse gelangte endlich Dohmen unter Pflüger's Leitung. Derselbe fand:

	Verhältniss der Athemgrösse	Respirationsfrequenz	Tiefe der Athemzüge
Bei O-Athmung und N- oder H-Athmung	1 : 1,872	1 : 1,086	1,719
Bei O-Athmung und CO_2-Athmung	1 : 1,992	1 : 1,065	1,874

Hiernach wäre die CO_2 jedenfalls ein kräftigerer Athmungsreiz als der O-Mangel. Zieht man aber ferner in Rücksicht, dass nach §. 109 auch in dem der O-Zufuhr entzogenen Blute eine fortwährende Bildung vom CO_2 stattfindet, und dass diese von einem O-Strom kräftiger als von H oder N aus dem Blute ausgetrieben wird, so scheint uns die Erregung des Athemcentrums durch CO_2 alle Erscheinungen zu erklären, ohne dass man den O-Mangel noch als weiteren Athmungsreiz anzunehmen braucht *).

Theorie der Athmungsinnervation. Die Erfolge der Vagus- und Laryngeusdurchschneidung lassen uns annehmen, dass diese Nerven ebensowohl wie das Athemcentrum dauernd innervirt werden. In diesem wirken somit fortwährend die folgenden die Inspirationsbewegung bestimmenden Kräfte zusammen 1) eine automatische Erregung, 2) eine Erregung vom Lungenvagus und 3) eine Hemmung vom Laryngeus sup. aus, welche letztere unter Umständen in Exspirationserregung übergeht. Dazu müssen wir 4) Widerstände annehmen, welche im Athemcentrum selbst der Erregung entgegenwirken und also einen ähnlichen Einfluss wie die Laryngeushemmung äussern. Ein dauerndes und gleichmässiges Ueberwiegen der erregenden Wirkungen wird Inspirationstetanus, ein ebensolches Ueberwiegen der Hemmungswirkungen wird Apnö und bei weiterer Steigerung Exspirationstetanus hervorrufen. Dagegen müssen die verschiedenen Grade des normalen und dyspnoetischen Athmens auf ein abwechselndes Anschwellen der erregenden und hemmenden Wirkungen zurückgeführt werden. Abstrahiren wir vorerst von dem Lungenvagus, und gehen wir aus von einem Zustand, in welchem die Hemmung des Laryngeus und die Widerstände im Athemcentrum der Erregung des letzteren das Gleichgewicht halten, so wird anzunehmen sein, dass durch den fortdauernden CO_2-Reiz die Erregungsinnervation allmälig zum Uebergewicht kommt über den Widerstand der constant gebliebenen Hemmung: es tritt Inspiration ein. In Folge dessen sinkt die Erregungsinnervation wieder auf ihre vorige Grösse, bei der sie mit der Hemmung im Gleichgewicht war, und es erfolgt eine Exspiration ohne active Muskelwirkung; hierauf neue Ansammlung der Erregung u. s. w. Nehmen wir nun den Vagus hinzu, so ist mit ihm eine weitere Quelle dauernder Erregungsinnervation gegeben, die Gesammtgrösse der Erregung wird also früher den Widerstand überwinden, d. h. beim Vorhandensein der Vagi werden die Respirationen frequenter sein. Die oben erörterten Erscheinungen, Verlangsamung und Tieferwerden der Athmungen bei Laryngeusreizung, Beschleu-

*) Rosenthal, die Athembewegungen u. ihre Beziehungen zum nerv. vagus, Berlin 1862, u. Archiv f. Anat. u. Phys., 1864 u. 65. Schiff, Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre, Bd. 8 u. 10. Budge, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 21. Traube, allg. med. Centralztg. 1862. Heidenhain, Studien des physiol. Instit. zu Breslau, 1863. Rach, Königsberg. med. Jahrbb. 1864. Dohmen, Arbeiten des Bonner physiol. Instituts, 1865. Thiry, travaux de la soc. méd. allemande de Paris, 1865.

nigung derselben bei Vagusreizung u. s. w., lassen sich unmittelbar aus diesen theoretischen Vorstellungen ableiten.

Anormale Athmungsbewegungen. Mehrere in die Breite des physiologischen Vorkommens fallende anormale Athmungsbewegungen, wie das Husten, Niesen, Lachen, Weinen, erklären sich aus einer, oft noch mit andern Erscheinungen complicirten, Störung des Gleichgewichts zwischen Erregungs- und Hemmungsinnervation. Beim Husten, der in der Regel reflectorisch in Folge von Reizungen der Luftwege erfolgt, wächst zunächst in Folge des Anwachsens der Laryngeushemmung auch die Erregung an: es entsteht eine tiefe Inspiration, der dann eine heftige Ausathmung durch Ueberspringen der Hemmung in Exspirationserregung nachfolgt; bei dieser Ausathmung wird die Luft stossweise durch die reflectorisch contrahirte Stimmritze getrieben. Aehnlich ist die Folge der Erscheinungen beim Niesen, das als Reflex auf Reizungen der Nasenschleimhaut sich einstellt. Bei den andern, in der Regel durch psychische Einflüsse veranlassten anormalen Athembewegungen, dem Lachen, Weinen, Schluchzen, Gähnen, Seufzen, sind die Bewegungen des Zwerchfells vorzugsweise bestimmend. Bald folgen hierbei auf kurze Inspiration oder Athmungsstillstand mehrere Exspirationsstösse (Lachen), bald auf eine tiefe Inspiration kurze Exspirationen (Weinen, Schluchzen), bald auf eine tiefe Einathmung eine ebensolche Ausathmung (Gähnen, Seufzen). Die nähere Form dieser Bewegungen ist Jedem hinreichend aus der Selbstbeobachtung geläufig.

Pathologische Veränderungen der Lungen nach der Vagusdurchschneidung. In dem Lungengewebe treten nach der Durchschneidung beider Vagi pathologische Veränderungen auf, welche höchst wahrscheinlich den ausnahmslos erfolgenden Tod der Thiere veranlassen. Diese Veränderungen sind doppelter Art: die eine besteht in einem Einsinken der Lunge (atelectasis pulmonum), das stets nur kleine beschränkte Flecke des Parenchyms, aber über die ganze Lunge verbreitet, trifft und das mit einer Blutüberfüllung dieser Flecke verbunden ist, daher es von Schiff als neuroparalytische Hyperämie bezeichnet wurde; die andere Veränderung besteht in einer Entzündung und Exsudation, von der gewöhnlich nur die oberen Lappen nahe den Einmündungsstellen der Bronchien betroffen werden. Die Ursache der ersten Veränderung ist noch unbekannt; die Ursache der zweiten liegt nachweislich in fremden Körpern (Mundflüssigkeiten oder Speisemassen), welche durch die gelähmten Luftwege eindringen. Wird nur ein nervus vagus durchschnitten, so sind die Functionsstörungen viel unbeträchtlicher, und die Thiere können am Leben bleiben *).

§. 132. Ein- und Ausathmungsluft.

Sauerstoff, Stickstoff, Kohlensäure und Wasserdampf setzen ebensowohl die atmosphärische Luft, die wir einathmen, wie unsere Ausathmungsluft zusammen. Die Veränderung, welche die Luft bei der Respiration erfährt, betrifft nur das quantitative Verhältniss dieser Gase. Die Kohlensäure nimmt ungefähr um das hundertfache zu, der Sauerstoff um $^1|_5$ seines Volums ab. Der Stickstoff wird in gleicher

*) Schiff, Archiv für physiol. Heilk., 6. Jahrg. Wundt, Müller's Archiv 1855. Arnsperger, Archiv für pathol. Anatomie, Bd. 9.

Menge aufgenommen und ausgeschieden. Das Volum der ausgeathmeten Luft ist ferner wegen der höheren Temperatur, die sie mitgetheilt erhält, vergrössert, und sie ist bei dieser Temperatur, die im Mittel 36,35° C. beträgt (Weyrich), also nur wenig unter der Blutwärme steht, fast vollkommen mit Wasserdampf gesättigt. Kühlt man jedoch die Ausathmungsluft bis auf die Temperatur der Einathmungsluft ab, und nimmt man ihr zugleich die Wasserdämpfe, die durch ihre Tension das Volum derselben vergrössern, so wird das ausgeathmete Luftvolum um $^1/_{40}$ bis $^1/_{50}$ kleiner als das eingeathmete gefunden. Es wird also im Ganzen weniger Gas ausgeschieden als aufgenommen. Dies rührt davon her, dass mehr Sauerstoff in der Lunge verschwindet als Kohlensäure in derselben frei wird. Im Mittel ist nämlich das ausgeschiedene Kohlensäurevolum etwa um $^1/_4$ bis $^1/_5$ kleiner als das aufgenommene Sauerstoffvolum. Da jedoch die Kohlensäure ein grösseres specifisches Gewicht besitzt als der Sauerstoff (1,519 : 1,103, die Luft = 1 gesetzt), so wird trotzdem an Gewicht mehr CO_2 als O ausgeschieden. Dabei kommt aber das in der exspirirten CO_2 enthaltene O-Gewicht nicht dem inspirirten O gleich, von welchem letzteren demnach ein Theil, und zwar ungefähr $^1/_6$ des Gewichts, zur Oxydation von Producten verwendet werden muss, welche durch andere Secretionsorgane entfernt werden. Ausserdem können sich Aufnahme von O und Ausscheidung von CO_2 ungleich nach der Zeit vertheilen, so dass während einer gewissen Zeitperiode verhältnissmässig mehr O inspirirt, während einer andern mehr CO_2 exspirirt wird, als den Durchschnittszahlen aus einer längeren Zeitdauer entspricht. (Vergl. unten unter 1 c und 4.)

Die absoluten Mengen des aufgenommenen Sauerstoffs und der ausgeschiedenen Kohlensäure sind ziemlich veränderlich. Im Mittel kann die vom erwachsenen Menschen in 1 Stunde aufgenommene Sauerstoffmenge nach Vierordt zu 23000 Cub.-Cm. oder ungefähr 34 Grm., die gleichzeitig ausgeschiedene Kohlensäuremenge zu 20000 Cub.-Cm. oder 40 Grm. angenommen werden. Die Menge des exspirirten Wasserdampfes beträgt etwa 20 Grm. in der Stunde.

In 100 Volumtheilen sind enthalten:

	Sauerstoff	Stickstoff	Kohlensäure	
in der atmosphärischen Luft	20,81	79,15	0.04	
in der Ausathmungsluft im Mittel	16,03	79,55	4,38	(Brunner u. Valentin)
(nach Gewichtstheilen	17,37	76,08	6,54 Proc.)	

Wasserdampf enthält die atmosphärische Luft sehr kleine, übrigens wechselnde Mengen. Die Tension des Wasserdampfs der Exspirationsluft beträgt dagegen nach Weyrich, auf 8° und 760 Mm. Druck reducirt, im Mittel 4,36 Mm. Hg., was der Tension eines bei dieser Temperatur mit Wasserdampf gesättigten Raumes (4,5 Mm.) nahehin gleichkommt. Von Ammoniak sind in der atmosphärischen Luft und ebenso in der Exspirationsluft nur Spuren zu finden. Doch ist der Ammoniakgehalt der letzteren von demjenigen der Einathmungsluft unabhängig, da man in ihr durch Hämatoxylinpapier auch dann NH_3 nachweisen

kann, wenn durch ein mit HCl, welche das NH_3 absorbirt, gefülltes Rohr inspirirt wurde (Thiry, Lossen) *).

Bevor wir die wichtigsten physiologischen Schwankungen des respiratorischen Gaswechsels erörtern, sei bemerkt, dass man sich oft, unter der Annahme dass der aufgenommene Sauerstoff zur ausgeathmeten Kohlensäure in constanter Beziehung stehe, mit der Bestimmung der quantitativen Ab- und Zunahme des einen dieser Gase, nämlich der Kohlensäure, begnügt hat; übrigens wird sich zeigen, dass diese Annahme keineswegs immer zutrifft. Als die hauptsächlichsten Momente, welche auf den Wechsel der Gase von Einfluss sind, stellen sich nun folgende dar:

1) Die Athembewegungen. a) Athemfrequenz. Da während der Dauer einer gewöhnlichen Athembewegung in den Luftwegen durch Diffusion keine gleichmässige Gasmischung eintreten kann, so ist die im Beginne einer Exspiration ausgestossene Luft ärmer an Kohlensäure als diejenige, welche gegen Ende der Exspiration austritt. Dieser Unterschied verschwindet um so mehr, eine je längere Zeit zwischen In- und Exspiration verfliesst, d. h. je länger die Luft in den Luftwegen verweilt, und schon nach 40 Secunden ist nach Vierordt ein solcher Unterschied gar nicht mehr nachweisbar. Da nun bei einer geringeren Frequenz der Athemzüge jede einzelne Athmung eine längere Dauer hat, so muss der Procentgehalt der Ausathmungsluft an Kohlensäure mit steigender Athemfrequenz abnehmen. Indem aber anderseits die grössere Frequenz den Luftwechsel und desshalb die Ausscheidung der Kohlensäure aus dem Blute beschleunigt, so wird bei steigender Athemfrequenz und constant bleibender Tiefe der Athemzüge die in einer bestimmten Zeit ausgeschiedene Kohlensäuremenge vergrössert, d. h.: Beschleunigung der Athembewegungen lässt die relative Kohlensäuremenge abnehmen, die absolute aber zunehmen. Hiermit stimmt überein, dass nach Becher bei längerem Zurückhalten der Luft in den Luftwegen die Dichtigkeit der Kohlensäure immer langsamer wächst. Dieses Verhältniss ändert sich aber, wenn man die Frequenz der Athemzüge willkürlich steigert und nicht gleichzeitig ihre Tiefe constant lässt, sondern dieselbe der unwillkürlichen Regulirung überlässt. In diesem Fall verflachen sich die Athmungen so bedeutend, dass auch die absolute CO_2-Menge der Exspirationsluft abnimmt (Lossen).

Vierordt theilte eine gewöhnliche Exspiration in zwei möglichst gleiche Hälften. Er fand im Mittel in der ersten Hälfte 3,72, in der zweiten Hälfte 5,44

*) Valentin, Lehrb. der Physiol. Bd. 1. Vierordt, Physiol. des Athmens, Karlsruhe, 1845. Weyrich, über die unmerkliche Wasserausscheidung, Dorpat 1865. Thiry, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 17. Lossen, Ztschr. f. Biologie Bd. 1.

proc. Kohlensäure. Der Kohlensäuregehalt der ganzen Exspiration betrug 4,48 proc. In einer andern Versuchsreihe variirte V. willkürlich die Frequenz seiner Athemzüge, indem er zugleich die Beschaffenheit jedes einzelnen möglichst ungeändert liess. Folgende Tabelle gibt über die hierbei beobachteten Veränderungen in der Kohlensäureausscheidung Aufschluss.

Athemfrequenz in 1 Min.	In 1 Minute exspirirte CO^2 in Cub.-Cm.	Durch eine Exspiration ausgeschiedene CO^2 in Cub.-Mm.
6	171	28,5
12	216	20,5
24	396	16,5
48	696	14,5
96	1296	13,5

b) Tiefe der Athemzüge. Da in ein grösseres Luftvolum mehr Kohlensäure diffundiren kann als in ein kleines, dabei aber das grössere Luftvolum langsamer gesättigt wird, so nimmt, wenn die übrigen Bedingungen gleich sind, mit der Tiefe der Athemzüge die absolute Quantität der ausgeathmeten Kohlensäure zu und der relative Gehalt der Ausathmungsluft an Kohlensäure ab.

Auch dies Gesetz ist von Vierordt gefunden. Als Beleg diene die folgende Versuchsreihe desselben, in der die Athmungsfrequenz gleich blieb (12 in der Minute), dagegen das ein- und ausgeathmete Luftvolum verändert wurde.

Kohlensäure in 100 Vol. Exspirationsluft	In 1 Min. exspirirte Luft in Cub.-Cm.	In 1 Min. exspirirte Kohlensäure in Cub.-Cm.
5,4	3000	162
4,5	6000	270
4,0	12000	480
3,4	24000	816.

c) Behindertes Athmen. Das behinderte oder dyspnoetische Athmen besteht in tiefen und langgedehnten Inspirationen, denen kurze Exspirationen nachfolgen. Dabei kann je nach Umständen die Athemfrequenz vermehrt oder auch, wenn der bei der Inspiration zu überwindende Widerstand beträchtlich ist, vermindert sein. Die Wirkung wird sich daher voraussichtlich aus den Folgen der veränderten Frequenz und Tiefe der Athemzüge zusammensetzen. Valentin fand, als er künstlich den Rhythmus des dyspnoetischen Athmens nachahmte, in der Exspirationsluft die Kohlensäure im Verhältniss zum aufgenommenen Sauerstoff vermindert. Denselben Erfolg hatte bei Kaninchen die Durchschneidung der Vagi und ebenso, wenngleich in geringerem Grade, die Durchschneidung der nervi recurrentes.

Das durchschnittliche Normverhältniss der CO_2 zum O-Volum fand Valentin = 1 : 1,18, bei drückendem Athmen brachte er dasselbe auf 1 : 1,31. Nach der Vagusdurchschneidung stieg die O-Aufnahme um $^1/_6$—$^1/_7$, während die CO_2-Ausscheidung fast um ebenso viel abnahm. Ausserdem soll sich die Stickstoff- und Wasserausscheidung beträchtlich vermehren, doch bietet in Bezug auf letztere Resultate die von V. eingeschlagene Methode keine genügende Sicherheit. Ob

nach der Vagusdurchschneidung noch andere Momente als die behinderte Athmung auf die Zusammensetzung der Exspirationsluft einwirken, muss vorerst dahin gestellt bleiben *).

2) Die Beschaffenheit der Einathmungsluft. Der Einfluss der Luftzusammensetzung auf den Gaswechsel ergibt sich im wesentlichen aus den in §. 109 über den Zustand der Gase im Blut angeführten Thatsachen. Da die Sauerstoffaufnahme zum grössten Theil auf einer chemischen Anziehung des Sauerstoffs beruht, wobei sich dieser alsbald mit oxydirbaren Bestandtheilen verbindet, so bewirken auch Veränderungen des Sauerstoffgehalts der Atmosphäre, so lange nur überhaupt Sauerstoff vorhanden ist, keine beträchtlichen Veränderungen des Gasaustauschs; es wird dadurch nur die Frequenz und Tiefe der Athemzüge beeinflusst, indem der Nachtheil eines geringeren Sauerstoffgehaltes durch häufigere und tiefere Athemzüge sich ausgleicht. Dagegen wird die Kohlensäureausscheidung aus dem Blute um so mehr gehemmt, je mehr Kohlensäure die Einathmungsluft enthält, bis endlich der Gasaustausch gänzlich stille steht oder, wenn die Spannung der CO_2 im äussern Raum grösser ist als im Lungenblut, sogar sich umkehrt, indem Kohlensäure absorbirt wird.

Unter den physikalischen Eigenschaften der Einathmungsluft ist namentlich die Temperatur von erheblichem Einflusse. Erniedrigung der Lufttemperatur bewirkt eine Erhöhung der Kohlensäureausscheidung. Ebenso kann Vergrösserung des Luftdrucks den Gaswechsel vermehren (v. Vivenot).

Diejenigen Gase, die eine vergiftende Wirkung äussern, verändern natürlich auch die Gasausscheidung. Man bezeichnet dieselben als positiv schädliche Gase, weil sie nicht durch den Sauerstoffmangel in der Einathmungsluft sondern durch ihre positiv schädlichen Eigenschaften die Athmung stören und endlich den Menschen tödten. Hierher gehört z. B. Schwefelwasserstoff, Arsenwasserstoff, Stickoxydul. Die Angabe Davy's, dass letzteres Gas bis zu einem gewissen Grad den O ersetzen könne, wurde von Hermann widerlegt; er fand, dass NO nur vermischt mit O einige Zeit ertragen wird. Zu den positiv schädlichen Gasen gehört ferner die Kohlensäure. Sie wirkt narkotisirend und hebt dadurch die Athembewegungen auf. Das Kohlenoxydgas ist tödtlich, weil es den Sauerstoff aus dem Blute verdrängt und dieses verhindert weiteren Sauerstoff von aussen aufzunehmen (s. §. 109). Negativ schädliche Gase sind das Stickstoff- und das Wasserstoffgas. Beide sind, wie es scheint, ohne jeden Einfluss auf die Kohlensäureausscheidung. Wenigstens ist die früher behauptete Verminderung der Kohlensäureausscheidung bei vermehrtem Stickstoffgehalt der Atmosphäre zweifelhaft. In einem Gemenge von Wasserstoff und Sauerstoff aber geht nach Regnault und Reiset die Athmung ebenso von statten wie in atmosphärischer Luft. Eine Vermehrung des Sauerstoffgehalts der Einathmungsluft lässt gleichfalls die Athmung unverändert. Nach Regnault und Reiset sowie nach W. Mül-

*) Vierordt a. a. O. Lossen, Zeitschr. f. Biologie Bd. 2. Valentin, die Einflüsse der Vaguslähmung etc. Frankfurt 1857.

ler wird in reinem Sauerstoff nicht mehr und nicht weniger Kohlensäure ausgeschieden als in gewöhnlicher Luft. Dagegen beobachtete Valentin, dass in einem geschlossenen, nicht ventilirten Raume die Mengen der ausgeschiedenen CO_2 und des verzehrten O anhaltend abnahmen, und W. Müller fand endlich, dass in einer mit CO_2 überladenen Atmosphäre der Gasstrom sich umkehrte, CO_2 inspirirt wurde *).

3) Die Ernährung. Im Allgemeinen wächst die Menge der ausgeathmeten Kohlensäure mit der Menge des in der Nahrung aufgenommenen Kohlenstoffs. Unter den kohlenstoffreichen Nahrungsmitteln aber veranlassen die mehr Sauerstoff enthaltenden Kohlenhydrate eine beträchtlichere Kohlensäureausscheidung als die sauerstoffärmeren Fette und Albuminate. Dies hat wahrscheinlich darin seinen Grund, dass der in den Kohlenhydraten enthaltene Sauerstoff für die Oxydation ihres Wasserstoffs zu Wasser genügt, so dass die gesammte eingeathmete Sauerstoffmenge für die Verbrennung des Kohlenstoffs zu Kohlensäure verwendet werden kann, während bei den weniger Sauerstoff enthaltenden Albuminaten und Fetten zunächst Oxydationsproducte entstehen, die sauerstoffärmer sind als die Kohlensäure und in andere Excrete übergehen.

Die Aufnahme von Nahrung bewirkt im Allgemeinen eine Steigerung der Kohlensäureausscheidung, die sehr kurz nach der Nahrungsaufnahme beginnt, nach 2 bis 3 Stunden ihr Maximum erreicht und dann wieder abnimmt. Bei einzelnen Nahrungs- oder Genussmitteln kann jedoch statt dieser Steigerung auch eine Verminderung der Kohlensäureausscheidung eintreten. Eine solche hat Smith namentlich nach dem Genuss von Fett und einigen Alkoholarten beobachtet. Eine sehr beträchtliche Abnahme des Gaswechsels stellt sich ferner in Folge der Nahrungsentziehung ein, und führt diese zum Hungertod, so sinkt besonders gegen das Ende des Lebens die Kohlensäureausscheidung mit grosser Geschwindigkeit.

Damit dass die Kohlenhydrate Sauerstoff und Wasserstoff in dem Verhältniss des Wassers enthalten und also sämmtlicher aufgenommene Sauerstoff zur Verbrennung ihres Kohlenstoffs verwendet werden kann, hängt es zusammen, dass bei der ausschliesslichen Fütterung mit Kohlenhydraten der sämmtliche eingeathmete Sauerstoff in der ausgeathmeten Kohlensäure wieder erscheint, während bei allen übrigen Nahrungsstoffen ein Mehr von Sauerstoff verschwindet. Nach den neueren Beobachtungen von E. Smith ist jedoch das Verhalten der einzelnen Kohlenhydrate ein etwas verschiedenes. So fand derselbe durch Zucker und die verschiedenen stärkehaltigen Nahrungsmittel (Getreidemehl, Kartoffeln) allerdings die Kohlensäureausscheidung vermehrt, durch reine Stärke aber blieb sie unverändert. Diese Beobachtung ist noch vollkommen räthselhaft. Ebenso besitzen wir keine Anhaltspunkte zur Erklärung der meisten andern von Smith ange-

*) Valentin, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 10. W. Müller, Wiener Sitzungsber. Bd. 43. Hermann, Arch. f. Anat. u. Phys. 1864. v. Vivenot, Arch. f. path. Anat. Bd. 33.

führten Erfahrungen. Während frühere Beobachter (Prout, Vierordt) nach dem Genuss geistiger Getränke, des Thees und der ätherischen Oele eine Verminderung der Kohlensäureausscheidung sahen, gibt Smith an, dass Thee, Kaffee, Cichorien, Kakao, Alkohol, Rum, Ale die Kohlensäureausscheidung steigern, und dass nur einige besondere Alkoholsorten (Brandy und Genevre) dieselbe vermindern. Wenn ferner Caseïn, Albumin, Fibrin und Leim im Gegensatz zu den Fetten schwach vermehrend auf die Kohlensäureausscheidung wirken, so lässt sich dies daraus erklären, dass die Wasserstoff- und Stickstoffatome dieser Körper nur zum Theil oxydirt werden und daher bei weitem nicht dieselbe Menge Sauerstoff erfordern wie die Fette. J. Ranke fand an sich selbst die stündlich durch die Respiration ausgeschiedene C-Menge bei N-freier Kost = 8,3, bei gemischter Nahrung = 9,0, im Hunger = 7,5 und bei möglichst grosser Nahrungszufuhr = 10,5. Zu bemerken ist übrigens, dass bei diesen Zahlen sich auch der durch die Haut ausgeschiedene C befindet.

Da der Mensch unter normalen Verhältnissen zu bestimmten Zeiten seine Nahrung zu sich nimmt, so beobachtet man regelmässige tägliche Schwankungen des Gaswechsels. Die von Vierordt in den einzelnen Tageszeiten gefundenen Minutenmittel ausgeschiedener Kohlensäure lassen sich durch nebenstehende Curve darstellen (Fig. 50). In derselben bezeichnet die Abscissenlinie die Tageszeiten, auf ihr sind die Volumina der ausgeschiedenen Kohlensäure als senkrechte Ordinaten errichtet. Die Curve beginnt bei a mit einem Werth von 261 Cub.-Cm., steigt bei b auf 281, sinkt dann bei c auf 241, erreicht bei d ihr Maximum von 291 und sinkt endlich bei e auf 226 Cub.-Cm. Es fand eine zweimalige Nahrungsaufnahme statt, vor 9 Uhr ein Frühstück, um $1^1/_2$ Uhr das Mittagessen. Die Curve, welche die Volumina der exspirirten Luft angibt, entspricht in ihrem Verlauf ziemlich vollständig dieser Kohlensäurecurve. Für den relativen Kohlensäuregehalt des Blutes zu den verschiedenen Tageszeiten erhielt Becher einen ähnlichen Verlauf. Seine Beobachtungen weichen nur darin ab, dass bei ihm das Maximum der Kohlensäurebildung nach der Mahlzeit etwa um eine Stunde später fällt *).

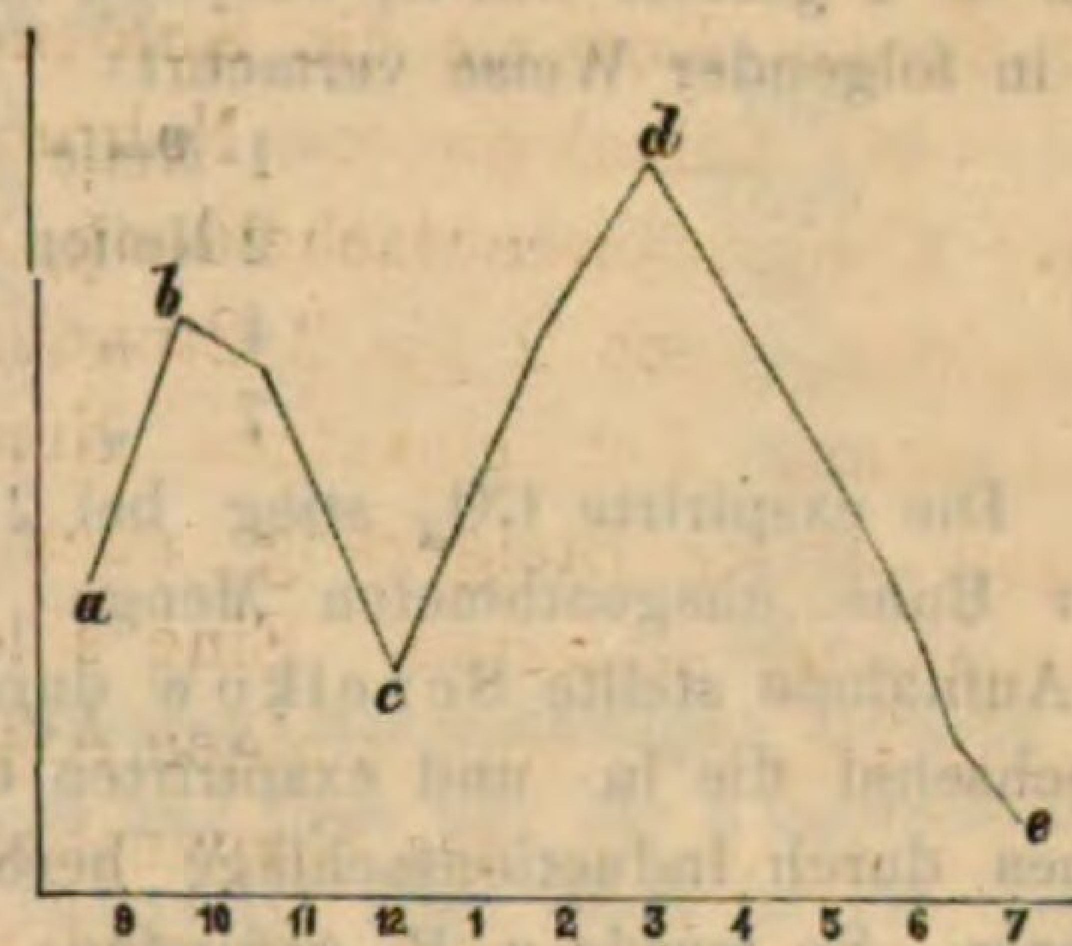


Fig. 50.

4) Muskelarbeit. Durch Muskelbewegungen wird die Ausscheidung der Kohlensäure so beträchtlich vermehrt, dass sie nach Smith bis auf das dreifache ihrer sonstigen Grösse sich erheben kann. Länger andauernde Muskelanstrengungen hinterlassen nach Vierordt noch stundenlang eine gesteigerte Respirationsthätigkeit. Entsprechend dieser Vermehrung des Gaswechsels vergrössert sich auch die Zahl und die Tiefe der Athemzüge. Ferner verändert sich in Folge der Muskelarbeit das Verhältniss der ausgeschiedenen Kohlensäure zum aufgenom-

*) Vierordt, a. a. O. Smith, philosophical transactions, 1859 u. philosoph. magazine, 4 ser. vol. XVIII. Becher, Mitth. der Züricher naturf. Ges. 1855.

menen Sauerstoff. Während nämlich bei vollständiger Muskelruhe oft viel weniger CO_2 ausgeathmet wird als dem inspirirten O entspricht, also offenbar unvollständige Oxydationsproducte im Körper des Thieres aufgespeichert werden, steigt die CO_2 bei stattfindender Muskelarbeit so bedeutend, dass in ihr häufig mehr O ausgeschieden wird als aufgenommen wurde (Ludwig und Sczelkow). Pettenkofer und Voit fanden ein ähnliches Verhältniss zwischen der Tag- und Nachtrespiration: in einem ihrer Versuche kamen von der Gesammtmenge der in 24 Stunden exspirirten CO_2 58 Proc. auf den Tag und nur 42 auf die Nacht, von der 24-stündigen O-Menge dagegen nur 33 Proc. auf den Tag und 67 auf die Nacht. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass dieses Resultat hauptsächlich von der fast vollständigen Muskelruhe, die im Schlafe stattfindet, abhängt.

Dass die Kohlensäureausscheidung mit der Muskelthätigkeit zunimmt, wurde von Scharling, Vierordt, namentlich aber von Smith nachgewiesen. Nach den Versuchen des Letzteren betrug, wenn das inspirirte Luftquantum beim Liegen = 1 gesetzt wurde, dasselbe in aufrechter Stellung 1,33; beim Gehen wurde es in folgender Weise vermehrt:

1 Meile in der Stunde	1,90
2 Meilen „ „ „	2,76
4 „ „ „ „	4,00
7 „ „ „ „	7,00

Die exspirirte CO_2 stieg bei 2—3 Meilen auf das $1^1/_5$- bis $2^1/_5$fache der in der Ruhe ausgeathmeten Menge. Das Verhältniss der CO_2-Ausscheidung zur O-Aufnahme stellte Sczelkow durch Versuche an Hunden fest, bei denen er abwechselnd die in- und exspirirten Gasmengen während der Ruhe und während eines durch Inductionsschläge herbeigeführten Tetanus der hintern Extremitäten maass. So wurde z. B. gefunden:

	In 1 Minute CO_2 in Cub.-Cm.	O	$\frac{CO_2}{O}$		In 1 Minute CO_2 in Cub.-Cm.	O	$\frac{CO_2}{O}$
1. Ruhe	4,97	12,29	0,404	1. Ruhe	10,58	14,13	0,749
2. Tetanus	13,69	12,11	1,130	2. Tetanus	19,25	18,80	1,024
1. Ruhe	7,85	12,76	0,615	1. Ruhe	6,99	17,47	0,400
2. Tetanus	17,62	19,02	0,927	2. Tetanus	19,61	30,35	0,646

Entsprechend den Beobachtungen von Pettenkofer und Voit fand auch Henneberg in seinen Untersuchungen an Rindern, dass während der Tagesstunden mehr O in der Form von CO_2 ausgeathmet als aufgenommen wurde. Ebenso beobachtete Valentin bei der Untersuchung der Respiration winterschlafender Murmelthiere, dass nicht nur überhaupt während des Winterschlafs weniger CO_2 ausgeschieden und O aufgenommen wurde als im wachen Zustand, sondern dass auch die O-Aufnahme um so mehr die CO_2-Ausscheidung überwog, je tiefer der Schlaf war. Die hieraus sich ergebende Sauerstoffaufspeicherung während des Schlafs konnte jedoch in andern Versuchen von Pettenkofer und Voit nicht wieder gefunden werden, sondern zuweilen gingen beide Gaswechsel ziemlich parallel, einmal zeigte sich sogar ein Antagonismus im umgekehrten Sinn.

Neben dem oben berührten Verhältniss von Ruhe und Arbeit liesse sich vielleicht zur Erklärung der relativen O-Zunahme noch die während des Schlafs behinderte Athmungsmechanik herbeiziehen, welche letztere stets eine Vermehrung der O-Zufuhr mit sich zu führen scheint (vergl. 1 c). Da sich aber in Bezug auf diese Behinderung der Respiration im Schlaf beträchtliche individuelle Unterschiede vorfinden, so würden hieraus die widersprechenden Ergebnisse der Versuche wohl zu begreifen sein *).

5) Das Lebensalter. Nach Andral und Gavarret soll die Kohlensäureausscheidung durch die Lungen mit dem Lebensalter veränderlich sein: sie soll ungefähr bis ins 30. Lebensjahr steigen, um dann langsam wieder abzunehmen. Diese Angaben bedürfen aber, da bei den Beobachtungen auf andere Einflüsse, Ernährung, vorangegangene Muskelarbeit u. s. w., keine Rücksicht genommen wurde, noch der Bestätigung.

Wir geben im Folgenden einen Auszug aus der von Valentin nach Andral und Gavarret entworfenen Tabelle.

Lebensalter	Körpergewicht in Kilogr.	In einer Stunde ausgeschiedene Kohlensäure in Gr.	In 1 Stunde absorbirter Sauerstoff in Gr.
8 Jahre	22,26	18,3	15,6
15 „	46,41	31,9	27,16
16 „	53,39	39,6	33,7
18—20 „	61,26 60,5	41,8	35,5
20—24 „	60,5—68,8	44,7	38,0
40—60 „	68,8 - 65,5	37,0	31,5
60—80 „	65,5—61,2	33,7	28,7 **).

Untersuchungsmethoden. In den früheren Untersuchungen athmete entweder der Beobachter frei die äussere Luft ein und liess nur die Exspirationsluft in einen mit Salzwasser gefüllten Ballon (Vierordt) oder auch in ein Quecksilbergasometer (Becher) strömen; oder man brachte vor Mund und Nase eine Kautschukmaske, durch welche mittelst eines Aspirators (Scharling) oder der Luftpumpe (Andral und Gavarret) ein Luftstrom geleitet wurde. Bei den Methoden von Vierordt, Andral und Gavarret wurde eine Probe der aufgesammelten Exspirationsluft untersucht, wobei ersterer sich auf die Bestimmung der CO_2 beschränkte; Scharling und Becher leiteten das ganze exspirirte Luftquantum durch ein System von Röhren, in denen der Wasserdampf durch SO_3, die CO_2 durch KO-Lauge absorbirt wurden. Theils um auch das inspirirte Luftquantum genau messen zu können theils zur Anstellung von Versuchen mit willkürlich componirten Gasgemengen hat man sich neuerdings der von Ludwig eingeführten Quecksilber- oder Wasserventile bedient (W. Müller, Lossen). Während die Nase geschlossen ist, athmet der Mund durch ein geeignetes Mundstück M (Fig. 51), welches in eine gespaltene, aus Gummischläuchen und Bleistücken

*) Scharling, Liebigs Annalen Bd. 45. Vierordt, Smith a. a. O. Szelkow, Wiener Sitzgsber. Bd. 45. Pettenkofer u. Viot, Münchener Akademieberichte, 1866 u. 67. Valentin, Moleschott's Untersuchungen Bd. 2.

**) Valentin, Lehrb. d. Physiol. Bd. 1.

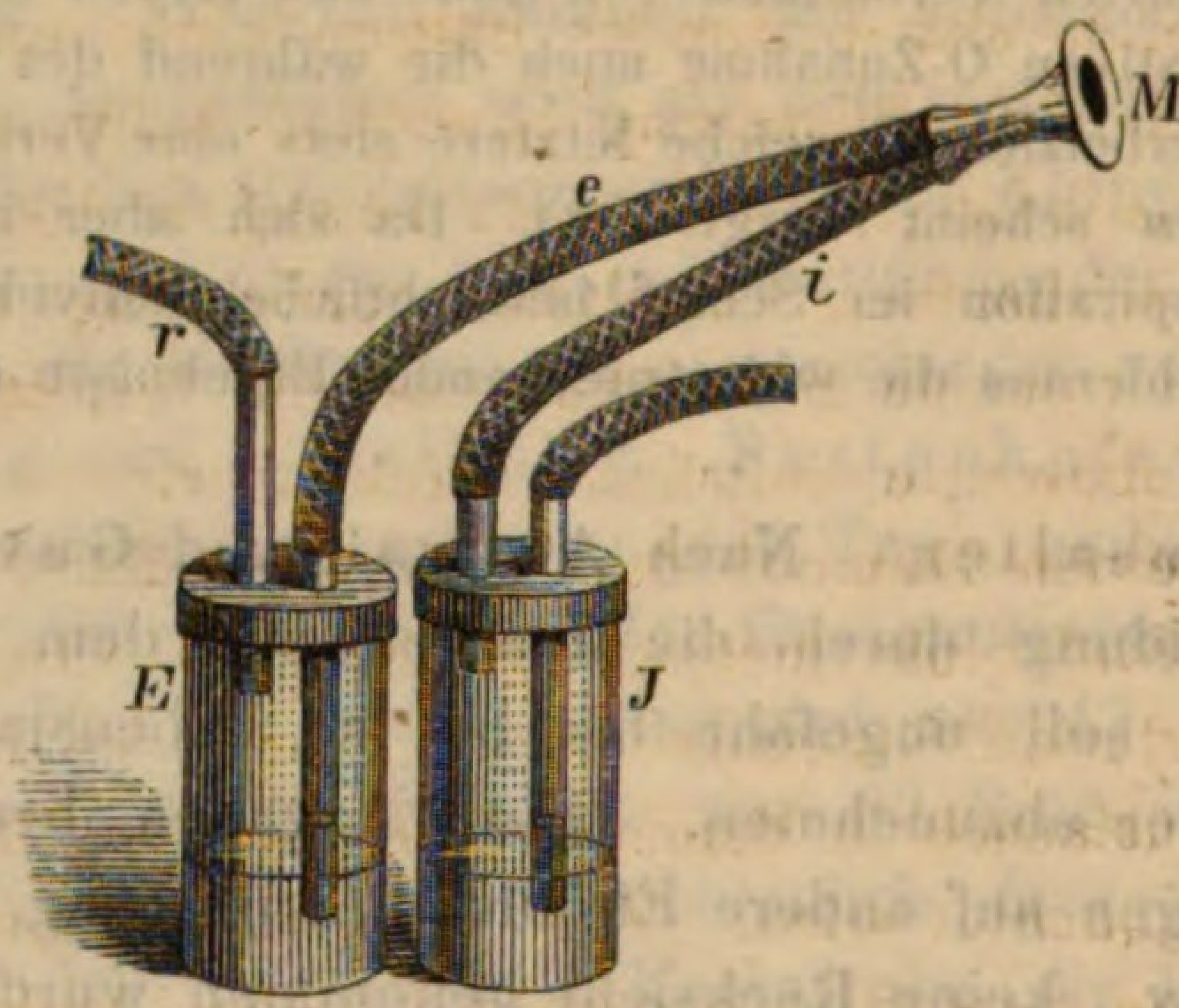


Fig. 51.

zusammengesetzte Röhre übergeht. Der Zweig i dieser Röhre führt in das Inspirationsventil J, in welches bei jeder Einathmung die Luft aus der Atmosphäre oder aus einem Gasraum einstreicht; der Zweig e geht in das Exspirationsventil E über, durch welches bei jeder Ausathmung die Luft in die Röhre r dringt, aus welcher sie zur Messung des Athemvolums in eine Gasuhr geleitet werden kann, während man einen Theil derselben zum Zweck der Analyse der Athmungsgase gesondert auffängt. Bei Thieren kann man die Athmungsröhre nach Anlegung einer Luftröhrenfistel direct in die Luftröhre einsetzen. Auf diese Weise lassen sich z. B. die Aenderungen des Athemvolums und der CO_2-Ausscheidung nach der Vagusdurchschneidung studiren. E. Smith bediente sich eines tragbaren, mit einer Gesichtsmaske versehenen Apparates, der während ausgeführter Muskelarbeit die Luftmenge ebenfalls mittelst einer Gasuhr und die exspirirte CO_2 mittelst Absorption durch KO oder Barytwasser zu messen gestattete.

§. 133. Die Ausathmungsluft und die Blutgase. Theorie der Respiration.

Der Respirationsmechanismus bildet einen Ventilationsapparat, der fortwährend die aus dem Lungenblut abgedunsteten Gase entfernt und dasselbe mit neuer atmosphärischer Luft in Berührung bringt. Der respiratorische Gaswechsel ist daher wesentlich abhängig von der Art wie die Blutgase gebunden sind und von den Einwirkungen, welche das Blut durch die Berührung mit der Einathmungsluft erfährt. Wir haben nun in §. 109 gesehen, dass der Sauerstoff des Blutes chemisch gebunden ist, so jedoch, dass er nicht nur im luftleeren Raum entweicht, sondern auch durch andere Gase verdrängt werden kann. Zugleich ist aber selbst das arterielle Blut nicht mit Sauerstoff gesättigt, und vollends das Venenblut, welches in der Pulmonalarterie den Lungen zuströmt, vermag noch beträchtliche Mengen dieses Gases chemisch zu binden. Die Kohlensäure des Blutes ist zu ihrem grössten Theil theils absorbirt theils locker chemisch gebunden. Sie entweicht daher ebenfalls nicht nur im luftleeren Raume, sondern auch, falls sie mit einem andere Gase enthaltenden Raume in Berührung steht, unmittelbar unter dem Einfluss der

in den Blutkörperchen sich bildenden Säure; namentlich tritt letzteres dann ein, wenn das Blut gleichzeitig Sauerstoff aufnimmt.

Denken wir uns nun statt des rasch bewegten Blutstroms, der mit einer fortwährend wirksamen Ventilationsvorrichtung communicirt, das Lungenblut als eine ruhende Flüssigkeit und die Inspirationsluft als eine darüber stehende unbewegte Luftsäule, stellen wir uns also gewissermassen einen einzelnen Moment der Inspiration fixirt vor: so würde, wenn die Gase im Blut bloss mechanisch absorbirt wären, lediglich nach den in §. 34 erörterten Gesetzen der Diffusion zwischen Gasen und Flüssigkeiten ein Austausch in derselben Richtung stattfinden, wie er bei der Respiration beobachtet wird. Von dem in der Luft enthaltenen O müsste ein Theil von dem Blut absorbirt werden, und von der im Blut absorbirten CO_2 ein Theil in die Luft abdunsten. Die Intensität dieses Gaswechsels würde sich richten nach dem Druck, unter welchem jedes der beiden Gase innerhalb und ausserhalb des Blutes stünde, und Gleichgewicht würde eintreten, wenn hier und dort die Sauerstoff- und Kohlensäurespannungen einander gleich geworden wären. Nun ist der Gasaustausch, wie wir gefunden haben, kein rein mechanischer; sondern der O wird durch das Hämoglobin chemisch gebunden, und die CO_2 wird durch die Blutkörperchensäure ausgetrieben: es würde also auch unter Umständen mehr O gebunden und mehr CO_2 entfernt werden können, als dem Gleichgewicht der Spannungen entspricht. Aber doch ist einerseits der O so locker gebunden, dass er schon im luftleeren Raum entfernt werden kann, und ist anderseits die Blutkörperchensäure so schwach, dass sie erst dann merkliche Mengen CO_2 austreibt, wenn das Blut mit einem Raum in Berührung steht, in welchem der CO_2-Druck gering ist. Es wird also auch das Verhältniss der Gasspannungen in der Einathmungsluft und im Blute auf die Intensität des Gaswechsels von wesentlichem Einflusse sein. Die Spannung der CO_2 im arteriellen Blute hat Holmgren bei 40° im Mittel = 22,3 Mm., im venösen Blut = 30,6 Mm. Hg. gefunden; im Erstickungsblut stieg die CO_2-Spannung auf 38,1 Mm. Die O-Spannung betrug bei derselben Temperatur im arteriellen Blut 17,61, im venösen 9,26 und im Erstickungsblut 1,94 Mm. Die CO_2-Spannung in der Exspirationsluft ist (bei einem Gehalt von 2,9—4,3 Proc.) als Partiardruck des Atmosphärendrucks berechnet = 22,1—28,2 Mm., in der Inspirationsluft kann die CO_2-Spannung als verschwindend angenommen werden, während sich der O-Druck (bei der Zusammensetzung der atmosphärischen Luft von 0,21 O auf 0,79 N) auf 159,6 Mm. bestimmt. Aus diesen Zahlen erhellt, dass das O-arme Blut der Lungencapillaren zunächst O in beträchtlicher Menge aufnehmen muss; selbst in einem an O sehr verarmten Luftraum wird aber diese O-Aufnahme bei der geringen O-Spannung im venösen Blute noch fortdauern. Etwas anders verhält es sich mit der CO_2. Hier wird, bei der bedeutenden Spannung, unter welcher die Blut-CO_2 steht, und unter der

Einwirkung der Spannungszunahme, welche dieselbe in Folge des O-Eintritts in das Blut erfährt, anfänglich schnell CO_2 abdunsten. Daher muss sehr bald die CO_2-Spannung der Exspirationsluft der Spannung der Blut CO_2 nahe kommen. Dem entsprechen vollständig die Beobachtungen über den Einfluss der Luftzusammensetzung auf die Exspirationsluft (§. 132, 2). Insbesondere wird es nun begreiflich, dass aus einer an O verarmten Atmosphäre noch fast die letzten Spuren dieses Gases aufgezehrt werden, während bei steigender CO_2 der Inspirationsluft schliesslich der CO_2-Strom sich umkehrt. Hierdurch und wegen der geringen Stärke der Blutkörperchensäure, die nur dann zur Entbindung des Gases ausreicht, wenn ein an CO_2 ärmerer Raum mit dem Blut in Berührung ist, nähert sich der CO_2-Austausch durchaus der gewöhnlichen Diffusion zwischen einem absorbirten Gas und dem umgebenden Luftraum. Nun ist das Blut nicht, wie wir anfänglich voraussetzten, als ruhende Flüssigkeit mit einer ruhenden Gassäule in Berührung, sondern fortwährend wird es mit einer nicht geringen Geschwindigkeit durch die Lungencapillaren hindurch bewegt, und fortwährend wird durch den ventilirenden Athmungsmechanismus die Exspirationsluft entfernt, um neue Inspirationsluft an ihre Stelle zu bringen. Es ist a priori vorauszusagen, dass, je beschleunigter der Blutstrom wird, um so höher die CO_2-Ausscheidung steigen muss, weil in einer gegebenen Zeit mehr Bluttheilchen mit der Luft in Berührung kommen; dieselbe Wirkung muss ein erhöhter Blutdruck ausüben, weil hierbei nicht nur der Druck, unter welchem die CO_2 im Blute steht, sondern ausserdem in Folge der Ausdehnung der Gefässwände die Berührungsfläche zwischen Blut und Luft zunimmt. In ähnlicher Weise wird die CO_2-Ausscheidung von der Thätigkeit des ventilatorischen Respirationsapparates abhängig sein: bei gleich bleibender Tiefe wird vermehrte Frequenz durch den schnelleren Luftwechsel und bei gleich bleibender Frequenz wird vermehrte Tiefe der Athemzüge durch die grössere Berührungsfläche zwischen Luft und Blut die absolute CO_2-Menge vergrössern, wie wir dies in der That gefunden haben. Hierbei kommt noch in Betracht, dass die vermehrte Leistung des Respirationsmechanismus nicht bloss durch die raschere Wegschaffung der exhalirten CO_2, sondern auch durch die vergrösserte Zufuhr von O, bezw. die mit Hülfe des letzteren eingeleitete Bildung der Blutkörperchensäure wirksam ist.

Der Satz, dass der CO_2-Austausch in der Lunge wesentlich einem Diffusionsaustausch gleicht, wird nicht nur durch die Beobachtungen W. Müller's über Umkehrung des CO_2-Stromes bei bedeutender Zunahme dieses Gases im Athmungsraume (§. 132), sondern auch durch die Versuche Becher's erwiesen, der den Gehalt der Exspirationsluft an CO_2 bei willkürlich zurückgehaltenem Athem und gleich bleibendem Athemvolum bestimmte. Die von ihm gefundenen CO_2-Mengen sind nach Stefan sehr nahe denjenigen gleich, welche sich bei der Annahme, dass die CO_2 durch Diffussion an die Luft abdunste, theoretisch ergeben.

Dies geht aus der folgenden Zusammenstellung der Beobachtungen Becher's mit den Rechnungsergebnissen Stefan's hervor.

Zeit des zurückgehaltenen Athems. (Athemvolum 4560 C. C.)	Kohlensäure in 100 Vol. Exspirationsluft. gefunden	berechnet.
0 Sec.	3,6	3,0
20 „	5,6	—
40 „	6,3	6,7
60 „	7,2	—
80 „	7,3	7,4
100 „	7,5	—

Das Maximum, welches der Kohlensäuregehalt der Lungenluft erreichen kann, ist nach Stefan = 7,57 Volumprocenten; dieses Maximum wurde also ungefähr nach 100 Sec. erreicht. Hieraus folgt, dass auch erst bei einer Respirationspause von über 100 Sec. eine gleichmässige Mischung der Luft in den Luftwegen eintreten kann. Wenn Vierordt, wie in §. 132 angegeben wurde, diese Zeit nur = 40 Sec. gefunden hat, so kann dies theils durch das geringere Athemvolum theils dadurch bedingt sein, dass von einer gewissen Zeit an die Mischungsunterschiede sehr klein sind *).

Die Spannung der Blutgase bestimmte Holmgren, indem er das Blut in einen mit Wasserdampf gesättigten gasfreien Raum brachte und den Druck maass, welchen die hier entweichenden Gase ausübten. Wurde dann der CO_2 - und der O-Gehalt des Gasgemenges ermittelt, so konnte daraus der Partiardruck eines jeden Gases berechnet werden. Die Zunahme der CO_2-Spannung in Folge von O-Zutritt wies H. nach, indem er aus zwei gleich grossen Blutportionen die Gase in gleich grosse Räume entweichen liess, deren einer gasfrei, deren anderer mit mehr oder weniger dichtem O gefüllt war. Es gaben so z. B. 153 C. C. Blut bei 22° in einen leeren Raum von 150 C. C. 0,418—0,583 C. C. CO_2 (bei 0° und 1 M. Druck) ab, dagegen in denselben Raum, wenn derselbe 8,99—20,16 C. C. O enthielt, 1,375—1,997 C. C. CO_2, also 3—4 mal mehr **).

2. Die Hautathmung und der Gesammtgaswechsel.

§. 134. Hautathmung.

Die Haut ist durch ihre Structur mehr zur Ausscheidung als zur Aufnahme gasförmiger Stoffe geeignet. Da sich ihr Blutgefässnetz in der obersten Schichte der Lederhaut ausbreitet, so müssen die in das Blut aufzunehmenden Gase die ganze Dicke der Oberhaut durchdringen, während eine Ausscheidung gasförmiger Stoffe, namentlich eine Wasserverdunstung, ausserdem durch besondere Drüsen, die Schweissdrüsen, stattfindet. (Ueber die Structur dieser Drüsen s. die Physiol. der Absonderungen.) Qualitativ gleicht der durch die Haut stattfindende Gas-

*) Becher, Mitth. der Zürcher naturf. Ges. 1855. Stefan, Wiener Sitzungsber. Bd. 27.

**) Holmgren, Sitzungsber. der Wiener Akademie Bd. 48.

wechsel, den man als **Perspiration** (zum Unterschied von der Respiration) bezeichnet, vollständig demjenigen durch die Lunge: auch hier sind Sauerstoff, Kohlensäure und Wasserdampf an dem Gaswechsel betheiligt. Das beträchtliche Uebergewicht der Ausscheidung über die Aufnahme kommt wahrscheinlich allein auf Rechnung des Wasserdampfes, indem die in 24 Stunden durch die Haut abgegebene Wassermenge 500 bis 800 Grm. betragen soll. Im Vergleich zu dieser Quantität ist die Aufnahme und Absonderung der eigentlichen Gase, des Sauerstoffs, der Kohlensäure und des Stickstoffs, fast verschwindend. So schwankte nach Regnault und Reiset die von einem Hunde in 24 Stunden ausgeschiedene Menge Kohlensäure zwischen 1 und 2 Grm. Eine Aufnahme von Sauerstoff durch die Haut kann mit grosser Wahrscheinlichkeit aus der procentischen Zusammensetzung der Perspirationsluft erschlossen werden. Dagegen ist noch zweifelhaft, ob auch der atmosphärische Stickstoff an dem Gaswechsel betheiligt ist, und ob, ähnlich wie durch die Lungen, auch durch die Haut geringe Mengen von Ammoniak ausgeschieden werden.

Die Veränderungen des durch die Haut stattfindenden Gaswechsels unter verschiedenen physiologischen Bedingungen sind nur unvollkommen erforscht. Mit steigender Temperatur nimmt die Wasserausscheidung beträchtlich zu, besonders nach der Aufnahme grösserer Wassermengen in die Verdauungswege. Ebenso steigert nach Weyrich jede Nahrungsaufnahme die Wasserverdunstung. Nach Gerlach soll auch die Kohlensäureausscheidung mit der Temperatur sowie in Folge von Muskelanstrengungen vermehrt werden.

Von der Veränderung des Sauerstoff-, Stickstoff- und Kohlensäuregehaltes der Luft gibt die folgende Vergleichung der Zusammensetzung der atmosphärischen Luft und der nach einer 8 stündigen Versuchsdauer vom Hunde gewonnenen Perspirationsluft eine Anschauung.

	Sauerstoff	Stickstoff	Kohlensäure
Atmosphärische Luft	20,81	79,15	0,04
Perspirationsluft vom Hunde	20,76	78,97	0,27
(nach Regnault und Reiset)			

In Bezug auf das Verhältniss der durch die Haut ausgeathmeten zu der durch die Lungen ausgeathmeten Kohlensäure ergeben sich folgende Zahlen:

Verhältniss der Haut- zur Lungenathmung, letztere = 1 gesetzt

Huhn	0,0047—0,018	Regnault und Reiset
Kaninchen	0,0102—0,0173	„
Hund	0,0035—0,0041	„
Mensch	0,0089—0,0102	Scharling.

Zur Untersuchung der Hautathmung hat man folgende Methoden eingeschlagen: 1) Man brachte den ganzen Körper eines Thieres oder der Versuchsperson mit Ausnahme des Kopfes in einen luftdichten Verschluss, um durch diesen einen Luftstrom zu leiten, welcher Gefässe zur Absorption der Perspirationsgase durchstrich (Scharling, Regnault und Reiset); 2) Man brachte entweder den ganzen Körper, wieder mit Ausnahme des Kopfes, in einen hermetisch ab-

geschlossenen Raum (Lavoisier und Séguin, Gerlach) oder eine einzelne Hautpartie unter eine Glasglocke (Weyrich) und untersuchte die nach längerer Zeit angesammelten Gase. Die beiden letztgenannten Methoden haben jedoch den Uebelstand, dass die Ansammlnng der Perspirationsgase wahrscheinlich auf die Perspiration selber zurückwirkt. Ueber die näheren Verhältnisse der Hautabsonderung, vergl. §. 140. Eine Unterdrückung der Perspiration durch Bedecken der ganzen Haut oder ihres grössten Theils mit einem luftdichten Ueberzug (von Leim, Theer u. s. w.) tödtet in der Regel nach kurzer Zeit, indem Hyperämieen und Blutergüsse in den verschiedensten Organen sich einstellen (Valentin, Edenhuizen). Der Gesammtgaswechsel von O und CO_2 wird übrigens nach Regnault und Reiset durch die Unterdrückung der Hautathmung nicht geändert, die letztere scheint also in einer erhöhten Lungenthätigkeit ihre Compensation zu finden. Edenhuizen schloss aus dem vielfachen Vorkommen von Krystallen phosphorsaurer Ammoniakmagnesia in den Organen überfirnisster Thiere auf eine Abscheidung vom NH_3 oder einer andern N-Verbindung durch die Haut; doch ist diese Vermuthung noch nicht direct bestätigt worden *).

§. 135. Gesammtgaswechsel.

Der Gesammtgaswechsel setzt sich aus der Lungen- und Hautathmung (der Respiration und Perspiration) zusammen; den Producten beider mischen sich zuweilen noch Darmgase (Wasserstoff, Kohlen- und Schwefelwasserstoff), doch meist nur in geringer Menge, bei (s. §. 89). Man bedient sich der Untersuchung des Gesammtgaswechsels vorzugsweise nur bei allgemeinen Stoffwechseluntersuchungen, bei denen es sich darum handelt, die Gesammtmengen der aufgenommenen und ausgeschiedenen Gase zu bestimmen, ohne dass die Frage, wie der Gaswechsel sich auf Lungen und Haut vertheilt, dabei in Betracht kommt. Wir werden uns daher mit den Schwankungen des Gesammtgaswechsels unter verschiedenen physiologischen Verhältnissen erst in der Lehre vom Stoffwechsel (§. 149 u. f.) zu beschäftigen haben. Als Normalmenge für einen erwachsenen Menschen von 60 Kilogr. Körpergewicht fanden Pettenkofer und Voit einen Sauerstoffverbrauch von 708,9 Grm. und eine Kohlensäureausscheidung von 911,5 Grm. Den hieraus berechneten Durchschnittszahlen von 11,81 Grm. O und 15,19 CO_2 auf das Kilogr. Körpergewicht nähern sich auch die von andern Beobachtern bei verschiedenen Säugethieren gewonnenen Zahlen, während der durchschnittliche Gaswechsel des Vogelorganismus ein noch intensiverer zu sein scheint.

Ueber den Gesammtgaswechsel verschiedener Organismen fügen wir hier folgende Tabelle an:

*) Gerlach, Müller's Archiv 1851. Regnault et Reiset, annales de chimie et de physique, t. XXVI. Scharling, Journal f. prakt. Chemie Bd. 36. Edenhuizen, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 17.

	Aufgenommener O	Ausgeschiedene CO_2	Auf 1 Kilogr. Körpergew. O	Auf 1 Kilogr. Körpergew. CO_2	Beobachter
Mensch (von 60 Kil.)	708,9	911,5	11,81	15,19	Pettenkofer u. Voit
Hammel (von 66 Kil.)	777,6	1062,9	11,78	16,10	Reiset
Schaaf (von 70 Kil.)	629,3	861,8	8,97	12,31	„
Schwein (von 77 Kil.)	866,6	1254,5	11,25	16,29	„
Gans (v. 18,4 Kil.)	289,9	389,8	16,24	20,64	„
Zwei Truthühner (v. 12,25 Kil.)	206,4	232,0	16,84	18,93	„

Reiset berechnet aus seinen Versuchen eine in der Regel nicht unbeträchtliche, übrigens äusserst wechselnde Stickstoffexhalation. Pettenkofer und Voit sowie Henneberg konnten jedoch eine solche nicht nachweisen. Pettenkofer vermuthet daher, dass der von R seinem Apparat zugeführte Sauerstoff mit N verunreinigt gewesen sei.

Zur Untersuchung des Gesammtgaswechsels brachten Berthollet und Legallois Thiere in einen abgesperrten Luftraum, liessen dieselben so lange darin athmen, bis Erstickungszeichen sich einstellten und untersuchten dann die Veränderung, welche die Luft erfahren hatte. Die so erhaltenen Resultate waren natürlich höchst unvollkommen, weil die Zusammensetzung der Luft, in der das Thier athmete, sich fortwährend änderte. In den Apparaten von Marchand, Scharling, Regnault und Reiset, Pettenkofer wird, um dies zu vermeiden, die Luft erneuert. Bei dem Apparat von Regnault und Reiset wird nicht nur die ausgeschiedene Kohlensäure, sondern auch der aufgenommene Sauerstoff bestimmt, doch ist der Apparat nur bei Thieren anwendbar. Er besteht aus dem Behälter A, in welchen das zum Versuch benützte Thier eingeschlossen

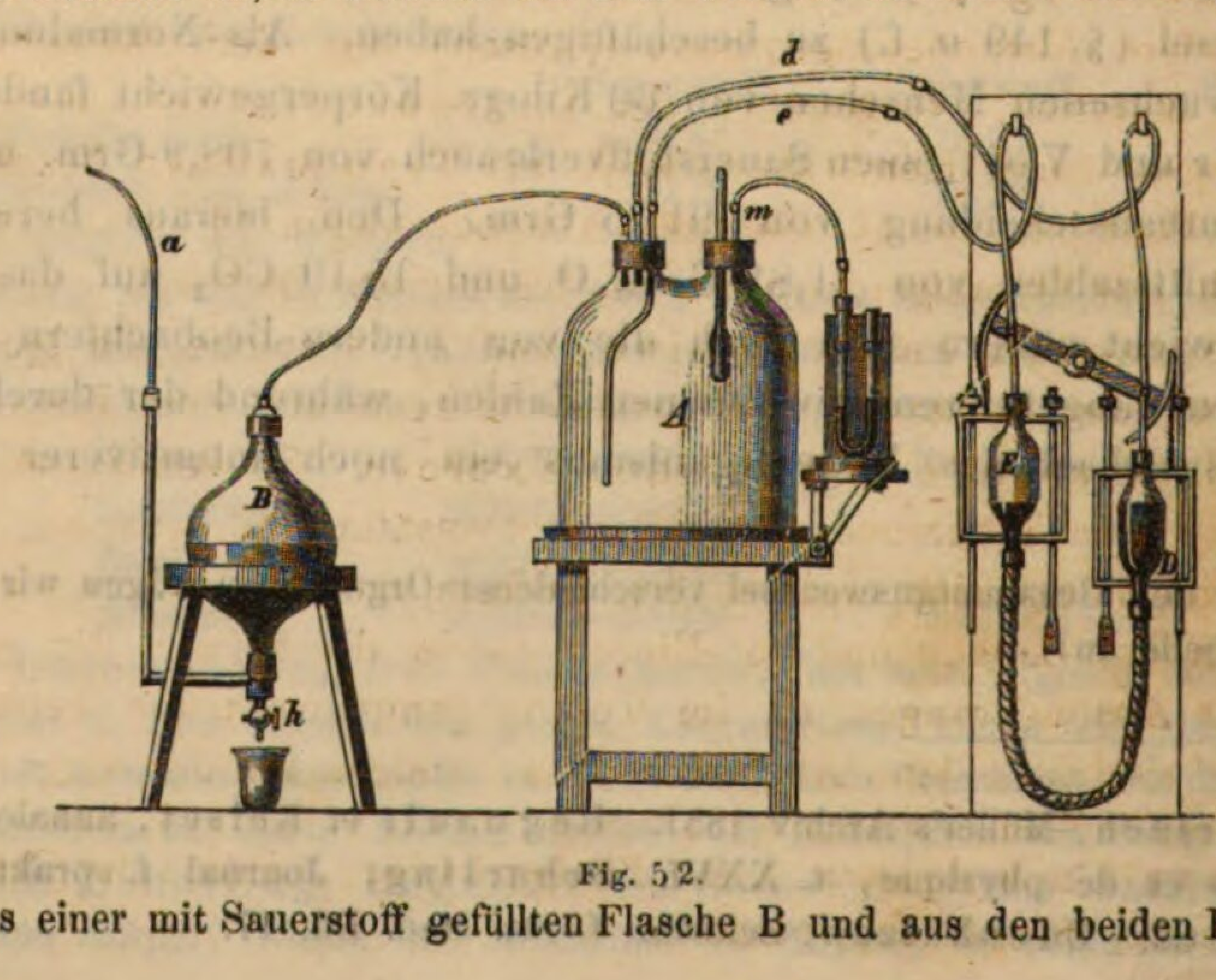


Fig. 52.

wird, aus einer mit Sauerstoff gefüllten Flasche B und aus den beiden Recipienten

D und E, welche Kalilösung enthalten, zur Aufnahme der entwickelten Kohlensäure. Der in dem Gefäss B vorhandene Sauerstoff ist vermittelst der in ein Wasserbecken mündenden Röhre a dem Druck einer Atmosphäre ausgesetzt, und dadurch wird in dem Masse, als in A durch das Verschwinden des Sauerstoffs der Druck dieses Gases geringer wird, das Gas von B nach A ausgetrieben. Die Recipienten sind communicirende Gefässe, welche durch ein Uhrwerk abwechselnd auf- und abwärts bewegt werden. Geht D in die Höhe, so fällt darin das Niveau, und es entsteht in Folge dessen ein Luftstrom aus dem obern Theil von A durch d nach D. Geht E in die Höhe, so entsteht hingegen ein Luftstrom aus dem untern Theil von A durch e nach E. Auf diese Weise wird also die Luft unter der Glocke A beständig erneuert. Bei m befindet sich an der Glocke ein Thermometer und ein Manometer. Man regulirt den Druck in dem Athmungsraum durch den Hahn h oder durch Einschütten von Wasser in das über a befindliche Wasserbecken so, dass das Quecksilber in beiden Schenkeln des Manometers gleich hoch steht. Am Schluss des Versuchs wird die aus B verschwundene Sauerstoffmenge gemessen und die exhalirte Kohlensäuremenge durch Wägen von D und E bestimmt. Der Pettenkofer'sche Respirationsapparat besteht in einem kleinen Zimmer aus Eisenblech, aus welchem durch zwei mittelst einer Dampfmaschine getriebene Saugpumpen die Luft ausgesogen wird. Das Einströmen der Luft geschieht theils durch undichte Stellen an der Thür theils durch Ventile, die den Abzugskanälen gegenüber liegen. Die Menge der ausgesogenen Luft wird durch eine Gasuhr gemessen. Gleiche Bruchtheile der ein- und ausströmenden Luft werden mittelst Aspiratoren durch Schwefelsäure und durch Barytwasser geführt, um den Wasser- und Kohlensäuregehalt zu bestimmen. Dieser Apparat ist von Pettenkofer und Voit namentlich bei ihren umfangreichen Untersuchungen über den Gesammtstoffwechsel benützt worden. Siehe §. 149 *).

V. Die Absonderungen.

§. 136. Uebersicht und Eintheilung.

Absonderungen oder Secrete nennen wir die durch Membranen oder besondere Absonderungsorgane (Drüsen) aus dem Blute ausgeschiedenen Materien. Gegenüber den Drüsensecreten werden die Absonderungen freier Membranen auch als Transsudate bezeichnet. Nach ihrer Function trennt man die Absonderungen 1) in solche, die im Haushalt des Organismus noch zu bestimmten Zwecken verwendet werden, Secrete im engeren Sinn, und 2) in solche, die bloss zur Ausscheidung der zersetzten Gewebsbestandtheile aus dem Körper bestimmt sind, Aussonderungen oder Excrete. Zu den ersteren gehören die serösen Transsudate, die Parenchymsäfte, die Lymphe, die in die Verdauungswege sich ergiessenden Secrete, zu den letzteren die Absonderungen der Lungen und der Nieren sowie die Milch. Ein grosser Theil dieser Absonderungen ist im Vorangegangenen schon betrachtet. Namentlich sind alle jene Absonderungen, welche für den Organismus

*) Regnault et Reiset, a. a. O. Pettenkofer, Annalen der Chemie u. Pharmacie, 1862, 2. Supplementbd.

noch eine Function haben (wie die Verdauungssecrete, die Lymphe) bei der betreffenden Function erledigt worden, die Absonderung der Gase wurde, weil dieselbe mit der Gasaufnahme in innigstem Zusammenhang steht, mit dieser im vorigen Capitel abgehandelt, die Secrete der Geschlechtsorgane werden in der Physiologie der Zeugung erörtert.

1. Transsudate.

§. 137. Seröse Transsudate.

Als seröse Transsudate bezeichnen wir die in die Höhlen der serösen Häute abgesonderten Flüssigkeiten. Sie sind sämmtlich ähnlich dem Blutplasma zusammengesetzt, unterscheiden sich aber von diesem und unter einander durch das quantitative Verhältniss ihrer Bestandtheile. In der Regel sind die Transsudate wasserreicher und ärmer an Albuminaten als das Blutplasma, während die Salze des letzteren in wenig veränderter Menge in jene übergehen. Die Eiweisskörper der Transsudate sind die nämlichen wie diejenigen des Plasmas, nämlich Fibrinogen und fibrinoplastische Substanz, Kali- oder Natronalbuminat und gelöstes Albumin. Die beiden erstgenannten bilden, wenn das Transsudat frisch entleert wird, ein ziemlich festes, übrigens in seiner Menge wechselndes Fibringerinnsel. Durch längeren Aufenthalt in der Leiche verlieren aber die Transsudate die Gerinnbarkeit, indem die fibrinoplastische Substanz, wahrscheinlich in Folge der Berührung mit der serösen Haut (s. §. 110), allmälig verzchwindet. Zusatz von Blutserum oder reiner fibrinoplastischer Substanz macht aber ein dergestalt „fibrinfrei" gewordenes Transsudat wieder gerinnungsfähig (A. Schmidt). Die Zusammensetzung der Transsudate gegenüber dem Blutplasma erklärt sich im Ganzen aus den allgemeinen Gesetzen der Filtration (§. 26). Die Verschiedenheiten, die zwischen denselben beobachtet werden, mögen theils durch die Beschaffenheit der Membranen theils durch die wechselnden Verhältnisse des Blutdrucks bedingt sein.

Eine Uebersicht über die Zusammensetzung der wichtigsten Transsudate im Vergleich mit dem Blutplasma gibt die folgende Tabelle.

	Blutplasma (nach C. Schmidt)	Cerebrospinalflüssigkeit (nach F. Hoppe)	Pericardialflüssigkeit (nach v. Gorup-Besanez)	Peritonealflüssigkeit (Hydrops-Ascites, nach Vogel)	Fruchtwasser (nach Scherer)	
Wasser	90,15	98,74	95,51	94,60	99,14	proc.
Feste Stoffe	9,84	1,25	4,48	5,40	0,86	„
Fibrin	0,80	—	0,08	—	—	„
Albumin	8,19 (Albumin und Extractivstoffe)	0,16	2,46	3,30	0,08	„
Extractivstoffe		1,05 (Extractivstoffe und Anorganische Salze)	1,26	1,30	0,06	„
Anorganische Salze			0,66	0,08	0,71	„

Einige der hier aufgeführten Flüssigkeiten, z. B. die Peritonealflüssigkeit, sind jedoch keine normalen Secrete, da dieselben nur bei excessiver Absonderung in zur Analyse hinreichender Menge sich erhalten lassen. Die Synovia, Hydrocele- und Hydroovarialflüssigkeit, der humor aqueus u. s. w. sind wesentlich ähnlich den hier angeführten Transsudat zusammengesetzt.

2. Drüsensecrete.

A. Milchabsonderung.

§. 138. Physikalische und chemische Eigenschaften der Milch.

Die Milch ist das Secret der Brust- oder Milchdrüsen, welches, da die Brustdrüsen beim männlichen Geschlechte verkümmern, in der Regel nur von den Brustdrüsen des Weibes, und auch von diesen bloss in der Zeit während der Schwangerschaft und nach der Geburt, abgesondert wird. Die Brustdrüse ist ein Aggregat traubenförmiger Drüsen, die in den Endbläschen von einem polygonalen, in den grösseren Gängen von einem cylindrischen Epithel ausgekleidet sind. Jede einzelne Drüse mündet mit einem Gang, der sich zuvor zu einem kleinen Säckchen erweitert, auf der Brustwarze, welche letztere durch glatte Muskelfasern contractil ist. Die Milch ist gleich dem Blute eine Emulsion, d. h. sie enthält eine Menge körperlicher Elemente in einer Flüssigkeit suspendirt, sie ist daher wie das Blut undurchsichtig, aber, da die Flüssigkeit und die in ihr suspendirten Elemente ungefärbt sind, so erscheint sie (ähnlich einer Oelemulsion) in weisser Farbe. Das specifische Gewicht der Milch steht wenig über demjenigen des Wassers, es schwankt zwischen 1,018 und 1,045.

Die in der Milch vorkommenden Formelemente sind die Milchkügelchen und die Colostrumkörperchen. Die Milchkügelchen (Fig. 53a) sind von sehr wechselnder Grösse, im Mittel haben sie einen Durchmesser von $^1/_{250}'''$, doch kommen in der Milch feinste, nicht mehr messbare Molecularkörnchen vor, die in ihrer Beschaffenheit von den Milchkügelchen nicht wesentlich verschieden sind (Fig. 53). Beide bestehen aus einer Hülle von Caseïn und einem fettreichen Inhalt. Die Colostrumkörperchen (Fig. 53b) dagegen sind grössere Gebilde bis zu $^1/_{40}'''$ Durchmesser. Oft erscheinen dieselben bloss als Conglomerate von Fettkügelchen, oft aber lassen sie ausserdem eine Hülle und einen Kern erkennen. Sie finden sich besonders reichlich bis zum 3.—4. Tag nach der Geburt, später verschwinden sie. Die Colostrumkörperchen sind nichts anderes als die abgestossenen Epithelzellen der Drüsenbläschen, die in verschiedenen Stadien der Verfettung und des Verfalls begriffen stehen. Die

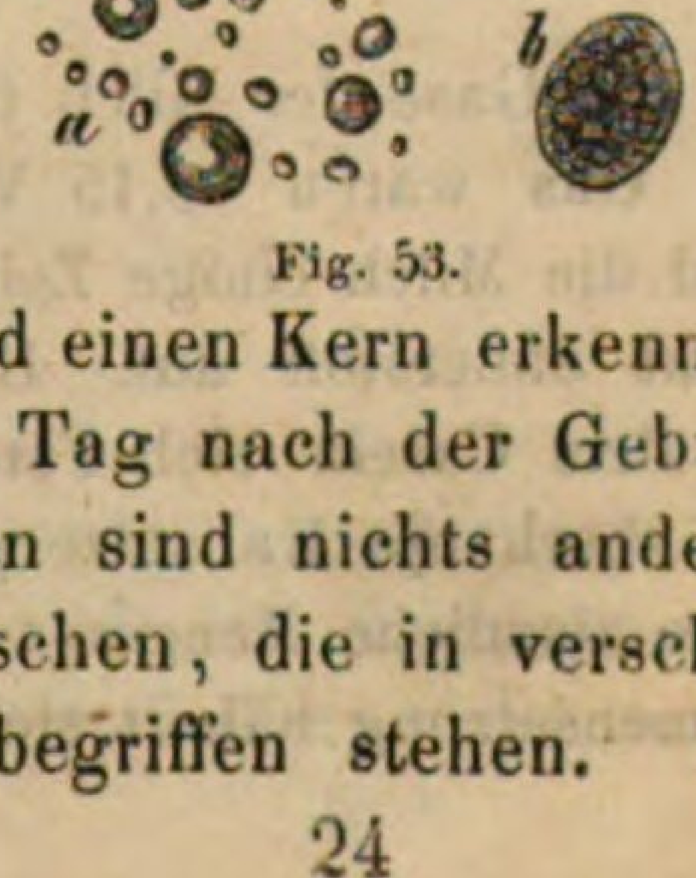


Fig. 53.

Milchkügelchen dagegen sind keine Zellen, sondern sie sind aus dem Zerfall der Colostrumkörperchen hervorgegangene Fetttröpfchen, um die sich eine gerinnende Caseïnhülle gebildet hat.

Die Milch hat eine bald alkalische, bald neutrale, bald schwach saure Reaction. Letztere trifft man namentlich in der Milch der Fleischfresser an, sie rührt ohne Zweifel von freier Milchsäure her. Die constanten Bestandtheile der Milch sind: Wasser, Kalialbuminat (Caseïn), Albumin, Milchzucker, Fette, Extractivstoffe und Salze, ausserdem enthält sie stets nicht unbeträchtliche Mengen von Kohlensäure, geringere Mengen Stickstoff und Sauerstoff absorbirt. Von diesen Stoffen bilden das Wasser, die Salze, die Extractivstoffe und der Zucker vorzugsweise die Bestandtheile der Flüssigkeit, in welcher die Milchkügelchen schwimmen, ebenso findet sich das Albumin in derselben gelöst, während hingegen das Kalialbuminat und die Fette fast ausschliesslich den Milchkügelchen zukommen. Doch sind die letzteren natürlich auch von Wasser und Salzen durchtränkt, und anderseits findet sich in der Flüssigkeit Fett und eine geringe Menge Kalialbuminat gelöst. Ob die Milchsäure als ein constanter Bestandtheil der Milch zu betrachten sei, ist ungewiss, jedenfalls sind grössere Mengen derselben immer erst aus der Gährung des Milchzuckers entstanden. Die Fette der Milch sind die gewöhnlichen, Stearin, Palmitin und Oleïn, ausserdem die Glyceride der Caprin-, Capryl-, Capron- und Buttersäure.

Die Zusammensetzung der Milch ändert sich ziemlich beträchtlich. Die während der Schwangerschaft erzeugte Milch, das Colostrum, enthält mehr Wasser und weniger feste Stoffe, unter diesen namentlich auch weniger Milchzucker, wenig oder gar kein Caseïn, wohl aber Albumin, der Gehalt an Fetten scheint ebenfalls später zuzunehmen. Mit dem Auftreten des Caseïns verschwindet das Albumin fast gänzlich aus der Milch, doch sind nach Hoppe Spuren davon immer in ihr nachweisbar.

Folgendes ist die Zusammensetzung der menschlichen Milch im Mittel aus 89 Analysen von Vernois und Becquerel.

Wasser	88,90	proc.
Feste Stoffe	16,31	„
Caseïn	3,92	„
Butter	2,66	„
Milchzucker	2,36	„
Salze	0,13	„

Die Gase der Milch fand Hoppe folgendermassen zusammengesetzt: in 100 Vol. Gas waren 55,15 Vol. Kohlensäure, 40,56 Stickstoff und 4,29 Sauerstoff. Wird die Milch einige Zeit der Luft ausgesetzt, so gibt sie Kohlensäure ab und nimmt Sauerstoff auf. Hoppe glaubt, dass unter dieser Sauerstoffeinwirkung aus dem Caseïn sich Fett erzeuge. Unter den Salzen überwiegen Chlorkalium und überhaupt Kalizalze gegenüber den Natronsalzen; ebenso sind in der Milchasche ziemliche Mengen von Phosphorsäure und von Kalk enthalten. In der Zusammensetzung nähert sich also die Milchasche der Asche der Blutkörperchen.

Eine gesonderte Analyse der Milchflüssigkeit und der Milchkügelchen ist noch nicht möglich gewesen, da die Trennung beider von einander allzu grosse Schwierigkeiten bietet. Hoppe liess, um einigermassen diese Trennung zu bewerkstelligen, Milch durch thierische Membranen filtriren. Er erhielt so eine schwach opalisirende Flüssigkeit, welche Albumin und etwas Caseïn enthielt.

Die Veränderungen, welche die Milchabsonderung während der Schwangerschaft und der Säugeperiode erfährt, bestehen nach Vernois und Becquerel im Wesentlichen darin, dass das Caseïn und die Fette ungefähr bis zum 2. Monat nach der Geburt zunehmen, während gleichzeitig der Zucker an Menge abnimmt. Das Caseïn bleibt dann bis zum 10., das Fett bis zum 5. und der Zucker bis zum 8. Monat ziemlich constant. Vom 10. Monat nimmt das Caseïn, vom 5. das Fett ab, und vom 8. bis zum 10. Monat nimmt der Zucker wieder zu. Ueber den Einfluss der Tageszeiten wurden an Thieren, namentlich an Kühen und Ziegen, Beobachtungen angestellt. Bei diesen ist der Buttergehalt der Abendmilch nahezu um das doppelte grösser als derjenige der Morgenmilch, während der Gehalt an Albuminaten fast ungeändert bleibt. Die einzelnen Portionen der bei einer einmaligen Entleerung erhaltenen Milch sind insofern etwas verschieden zusammengesetzt, als die letzten die butterreichsten zu sein pflegen *).

§. 139. Absonderung der Milch.

Die Grösse der Milchabsonderung ist in so hohem Grad schwankend, dass sich nicht einmal Mittelzahlen für dieselbe angeben lassen. Sie ist abhängig theils von der Periode der Schwangerschaft und des Säugens theils von der Menge und Häufigkeit der Entleerung, theils von der Nahrung. Bei allen Säugethieren nimmt die Milchabsonderung bis zu einem Zeitpunkt (bei Kühen bis zu 1 Monat) nach der Geburt zu und von hier an wieder ab. Die Absonderung wird unterdrückt, wenn die Milch nicht mehr entleert wird, umgekehrt scheint häufige Entleerung derselben die Absonderung zu vergrössern. Durch reichliche Nahrung wird die Menge der täglich secernirten Milch gesteigert. Aus der Nahrung gehen sehr schnell gewisse ätherische Oele (wie Knoblauchöl, Anisöl), langsamer mineralische Substanzen (wie Jod, Wismuth, Arsenik und andere Metalle) in die Milch über. In Folge reichlicher Wasserinjection in das Blut wird nach Eckhard mehr Milch secernirt, und dieselbe ist reicher an Eiweiss.

Einige der wichtigsten Milchbestandtheile, nämlich der Milchzucker, das Caseïn und die Fette, entstehen ohne Zweifel erst in der Milchdrüse aus den Blutbestandtheilen, der Milchzucker aus dem Traubenzucker, das Caseïn und die Butter aus den Albuminaten des Blutes.

*) Donné, du lait, Paris 1836. Scherer, Art. Milch in Wagner's Handwörterb., Bd. 2. Vernois et Becquerel, du lait chez la femme, Paris 1853. Hoppe, Archiv f. path. Anatomie, Bd. 17.

Die Bildung von Milchzucker und Caseïn in der Milchdrüse wird einfach dadurch bewiesen, dass der erste dieser Stoffe gar nicht, der zweite jedenfalls nur in sehr geringer Menge im Blut enthalten ist. Dafür dass das Caseïn mindestens vorzugsweise aus dem Albumin des Serums seinen Ursprung nehme, spricht überdies die Abnahme des Albumins in der Milch mit zunehmendem Caseïngehalt. Dass die Fette der Milch höchst wahrscheinlich aus dem Eiweiss der Nahrung herstammen, haben die Versuche von Ssubotin und Kemmerich erwiesen. Dieselben fanden die relative und absolute Fettmenge, welche eine Hündin in der Milch entleerte, am grössten bei Fleischnahrung, am geringsten bei einer fast reinen Fettnahrung; im ersteren Falle wurde ausserdem mehr Fett in der Milch abgesondert, als durch die Nahrung zugeführt worden war. Zunächst scheint das Caseïn der die Milchfette liefernde Eiweisskörper zu sein (vergl. §. 35 Anm.) *).

Eine Abhängigkeit der Milchabsonderung vom Nervensystem ist nicht bestimmt nachgewiesen. Durchschneidung der Intercostalnerven ist nach Eckhard ohne Einfluss. Dagegen wird nach Aubert durch elektrische Reize, welche unmittelbar die Drüse treffen, die Absonderung beschleunigt **).

B. Absonderungen der Haut.

§. 140. Schweissabsonderung.

Die Schweissdrüsen sind knäuelförmig verschlungene Drüsenkörper, die entweder in der untersten Schichte der Lederhaut oder im Unterhautzellgewebe liegen; sie sind von einem dichten Capillarnetz um-

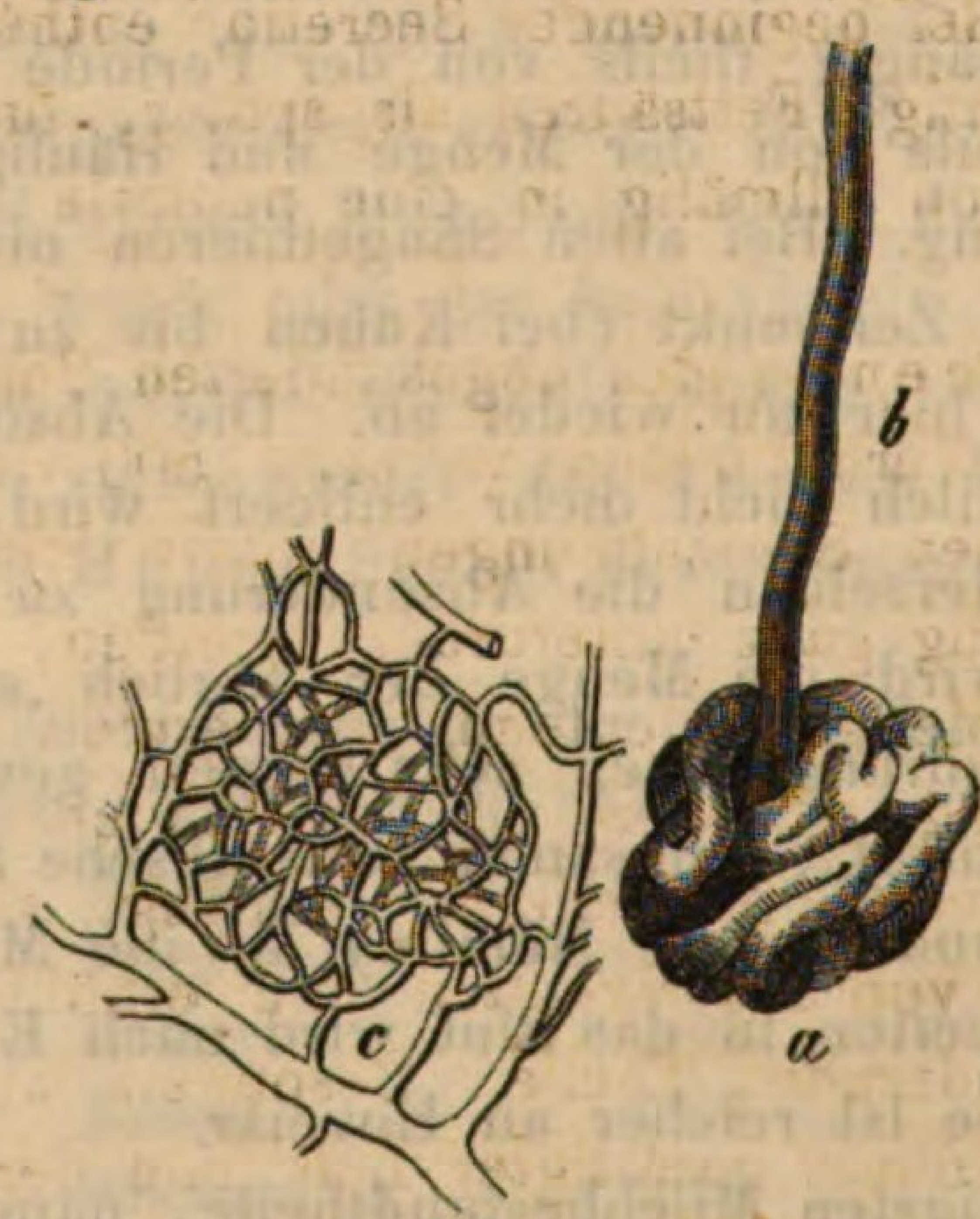


Fig. 54.

flochten (Fig. 54 a der Drüsenkörper, c sein Haargefässnetz, nach Todd und Bowman), ihre Ausführungsgänge, die Schweisscanäle (b), treten

*) Ssubotin, Arch. f. path. Anat. Bd. 36. Kemmerich, med. Centralblatt 1866.

**) Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Bd. I. Aubert, gaz. des hôpitaux, 1856.

mit wellenförmigen Windungen zur Oberfläche. Die structurlose Membran dieser Drüsen ist von einem meistens ziemlich derben Bindegewebe umhüllt, wozu in den Ausführungsgängen oft noch eine Muskellage hinzukommt, ihre Innenfläche ist von rundlichen abgeplatteten Epithelzellen bekleidet.

Der Schweiss ist eine farblose, etwas trübe Flüssigkeit, die salzig schmeckt, sauer reagirt und einen eigenthümlichen grossentheils von flüchtigen Fettsäuren (Buttersäure, Capron- und Caprinsäure etc.) herrührenden Geruch besitzt. Unter dem Miskroskop findet man in demselben in spärlicher Menge Schleimkörperchen (aus dem Innern der Schweissdrüsen stammend), Epidermiszellen, Fetttröpfchen und Molecularkörnchen. Die regelmässigen Bestandtheile des Schweisses sind: Wasser, geringe Mengen Fett, Harnstoff, Cholesterin, nach Favre Milchsäure und eine eigenthümliche stickstoffhaltige Säure (Schweisssäure, C_{10} NH_8 O_{13} HO), schwefelsaure und phosphorsaure Alkalien und phosphorsaure Erden sowie Eisenoxyd. Inconstanter wurden Ammoniaksalze, einige flüchtige Säuren (Essig-, Ameisensäure) und ein eiweissartiger Körper gefunden.

Die quantitative Zusammensetzung des Schweisses scheint nur sehr unerhebliche Schwankungen zu erfahren. Nimmt die Schweissmenge zu, so steigt nach Funke etwas der Procentgehalt an Salzen und an Harnstoff, während umgekehrt die übrigen organischen Bestandtheile an Menge abnehmen. Bei beginnender Secretion enthält der Schweiss mehr Milchsäure und flüchtige Fettsäuren als später, daher auch häufig die anfangs saure Reaction allmälig in eine neutrale oder selbst alkalische übergeht.

Die Gesammtmenge des abgesonderten Schweisses schätzt man unter gewöhnlicken Verhältnissen zu etwa 500 Grm. täglich. Dieselbe ist aber beträchtlichen Schwankungen unterworfen, unter Umständen kann die Absonderung ganz unterdrückt werden, noch öfter übertrifft sie die angegebene Menge bedeutend. So erhielt Favre bei sehr gesteigerter Absonderung 2560 Grm. in $1^1|_2$ Stunden. Die wichtigsten Verhältnisse, von welchen die Absonderung abhängt, sind: die äussere Temperatur, der Genuss von Flüssigkeiten und erhöhter Zufluss des Blutes in die schweissabsondernden Theile. Besonders ist es der Aufenthalt in warmer, mit Wasserdunst gesättigter Luft und der Genuss warmer Getränke, wodurch die Schweissabsonderung gesteigert wird.

Favre fand in 1000 Theilen Schweiss:

Wasser	995,573	Extractivstoffe	0,005
Feste Stoffe	4,427	Harnstoff	0,044
Fette	0,013	Chlornatrium	2,230
Milchsaure Salze	0,317	Chlorkalium	0,024
Schweisssaure Salze	1,562	Phosphors. Natron	Spur
		Schwefels. Alkalien	0,011
		Phorphors. Erden	Spur.

Die Mittel zur Aufsammlung des Schweisses sind ziemlich ungenügend, da man dabei immer eine abnorm gesteigerte Secretion erhält. Man legte nämlich entweder einen Menschen im Dampfbad auf eine metallene Wanne, oder man brachte einen einzelnen Körpertheil in einen luftdicht schliessenden Beutel und sammelte den abfliessenden Schweiss auf. Einzelne Widersprüche in den Analysen scheinen vorzugsweise davon herzurühren, dass die einzelnen Beobachter mit sehr verschiedenen Schweissmengen operirten. So leugnet Funke das Vorkommen der Milch- und Schweisssäure. Favre, der viel grössere Schweissmengen untersuchte, leugnet dagegen, dass die von früheren Beobachtern, wie Anselmino, Schottin, vorgefundenen flüchtigen Säuren constante Bestandtheile des Schweisses seien. Favre's negatives Resultat erklärt sich hier gerade aus der grossen Menge Schweiss, die er aufsammelte, wenn man erwägt, dass jene flüchtigen Säuren in der ersten Absonderung vorzukommen, bei Fortdauer derselben aber zu fehlen scheinen *).

§. 141. Hauttalgabsonderung.

Der Hauttalg wird theils durch die im engeren Sinn sogenannten Hauttalgdrüsen (auch Haarbalgdrüsen) theils durch die Meibom'schen und Ohrenschmalzdrüsen, vielleicht auch durch die Schweissdrüsen abgesondert. Die Talgdrüsen stehen zwischen den traubenförmigen und schlauchförmigen Drüsen in der Mitte. Bald sitzen nämlich mehrere Bläschen an dem blinden Ende des Ausführungsganges auf, bald endet dieser als einfacher Schlauch. Die Talgdrüsen liegen in der Lederhaut und münden mit ihrem Ausführungsgang in einen Haarbalg ein. Die Wandung der Talgdrüsen besteht aus dünnem Bindegewebe, auf der innern Seite derselben liegen mehrere Lagen zum Theil in Verfettung begriffener Zellen, und der weitere Raum der Höhle wird von einer zahlreiche Fetttropfen und Fettkörnchen enthaltenden Masse ausgefüllt. Eine eigenthümliche Modification der Talgdrüsen bilden die Meibom'schen Drüsen. Es sind dies im Augenlidknorpel eingebettete langgestreckte Schläuche, an denen seitlich rundliche Drüsenbläschen aufsitzen, ihr Inhalt gleicht vollkommen demjenigen der gewöhnlichen Talgdrüsen. Das nämliche gilt von den Ohrenschmalzdrüsen, die den knorpeligen Theil des äusseren Gehörgangs einnehmen, und die sich dadurch auszeichnen, dass sie im Bau den Schweissdrüsen entsprechen, während ihr Inhalt und Secret sie als eine besondere Form der Talgdrüsen kennzeichnen. Auch die eigentlichen Schweissdrüsen scheinen in Folge der Verfettung ihrer Drüsenzellen zur Hauttalgabsonderung beizutragen.

Der Hauttalg ist eine ölige Flüssigkeit, die auf der Hautoberfläche und häufig schon in den Drüsenausführungsgängen zu einer weissen Masse erstarrt. Unter dem Mikroskop findet man in demselben Fett-

*) Favre, comptes rend., t. XXXV. Schottin, Archiv f. physiol. Heilk. Bd. 11. Funke, Moleschott's Untersuchungen Bd. 3.

körnchen, Fetttröpfchen und fetthaltige Zellen, zuweilen auch Cholesterinkrystalle. Chemisch ist der Hauptbestandtheil Fett, namentlich Oleïn, eine geringe Menge Cholesterin und verseifter Fette, sowie eines eiweissartigen Körpers; unter den Mineralbestandtheilen überwiegen die phosphorsauren Erden. Die Function des Hauttalgs besteht in der Einfettung der Oberhaut und vorzüglich der Haare; diese Function ist lediglich eine mechanische, indem die Einfettung das Sprödé- und Rissigwerden jener stark verhornten Epidermisgebilde verhindert *).

C. Harnabsonderung.

§. 142. Structur der Nieren.

Die Drüsenelemente der Nieren sind lange, sich theilende, theils gewunden theils gerade verlaufende Canälchen, die Harncanälchen. Dieselben bestehen aus einer homogenen elastischen Membran, die auf ihrer Innenseite eine Schichte bald rundlicher bald eckiger Epithelzellen mit stark hervortretenden Kernen trägt, und aussen von einer Schicht Bindegewebe umgeben ist; an den Papillen hört die homogene Membran auf, und es bildet nun nur noch ein festes Bindegewebe die Wandung der hier zusammenmündenden Harncanälchen. An jeder Papille befinden sich einige hundert Löcher, deren jedes der Mündung eines Harncanälchens entspricht. Ein Harncanälchen hat hier einen Durchmesser von $^1/_{10}$—$^1/_{30}$'''. Es spaltet sich aber sogleich spitzwinkelig in mehrere kleinere Canälchen von $^1/_{40}$—$^1/_{100}$''', die wir nach Ludwig als Sammelröhren bezeichnen, und die ungetheilt und in gestrecktem Verlauf bis nahe zur Oberfläche der Niere verlaufen (h, Fig. 55). Hier entsenden sie nach allen Seiten mehrere stark gewundene Canälchen (c), deren jedes, nachdem es einige Windungen gemacht hat, umkehrt, sich beträchtlich verengert und wieder in gestrecktem Verlauf in das Innere der Niere zurückgeht (r); dort bildet das Canälchen eine Schlinge (s), läuft ebenso gerade wieder gegen die Oberfläche, erweitert sich hier

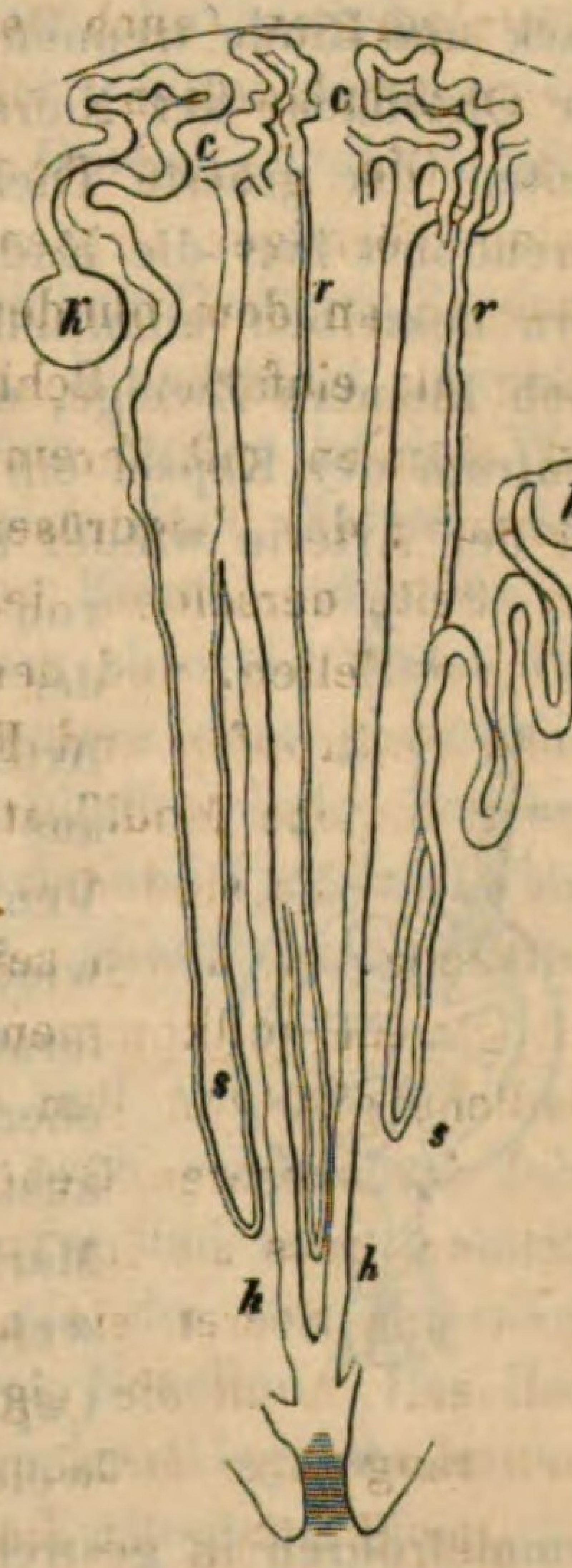


Fig. 55.

*) Kölliker, mikroskop. Anatomie. Bd. 2, 1. Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2.

nochmals und endet schliesslich, nachdem es mehrere Windungen gemacht hat, in einer Kapsel (k). Man bezeichnet denjenigen Theil der Niere, der bloss gerade verlaufende Kanälchen (Sammelröhren und zurücklaufende Schlingen) enthält, als Marksubstanz, denjenigen Theil, der neben den gerade verlaufenden Sammelröhren gewundene Canälchen und Endkapseln enthält, als Rindensubstanz. Die fächerförmige Erweiterung des secernirenden Parenchyms vom Hilus an gegen die Oberfläche rührt davon her dass die kleineren Canäle zusammen einen weit grösseren Durchmesser haben als das Sammelrohr, aus welchem sie entspringen. Innerhalb der Marksubstanz hat das Parenchym eine vom Hilus ausgehende radiale Streifung entsprechend dem Verlauf der Sammelröhren und der sich zwischen sie einschiebenden feinen Schlingen; die Substanz der Rinde ist mehr körnig, weil hier die gewundenen Canälchen und Kapseln den grössten Theil des Parenchyms ausmachen.

Von den Blutgefässen der Niere verlaufen die Arterienäste im Mark zwischen den Sammelröhren des Harns. An der Grenze zwischen Mark und Rinde trennen sie sich in Zweige, von denen ein kleiner Theil zur Oberfläche der Niere geht und hier in ein Capillarnetz ausläuft. Bei weitem der grösste Theil verbleibt aber in der Rinde: jeder Endzweig durchbohrt hier die Endkapsel eines Harncanälchens, trennt sich im Innern desselben unmittelbar an der Innenwand der Kapsel in mehrere noch kleinere Zweige, die dann in Capillaren zerfallen, aus welchen im Centrum der Kapsel ein Venenstämmchen entspringt, letzteres tritt nahe bei der Arterie wieder aus der Kapsel aus. Die Fig. 56 gibt hiernach ein von Ludwig entworfenes Schema dieses Verlaufs der Gefässe in der Endkapsel: a ist die zuführende Arterie, v die central entspringende Vene und h das aus der Kapsel entspringende Harncanälchen. Die Venenstämmchen fangen, sobald sie ausgetreten sind, wieder an sich zu verästeln und bilden, falls sie entfernter vom Mark liegen, ein die gewundenen Canälchen umgebendes Capillarnetz. Die näher dem Mark austretenden Venenstämmchen dagegen laufen in das Mark zurück und lösen sich in ein Capillarnetz auf, welches die gestreckten Canäle umgibt. Alle diese Capillarnetze sammeln sich zu Venenstämmchen, welche, häufig mit einander anastomosirend, mit den Sammelröhren in gestrecktem Verlauf bis zum Hilus sich begeben, wo sie sich zur Nierenvene sammeln.

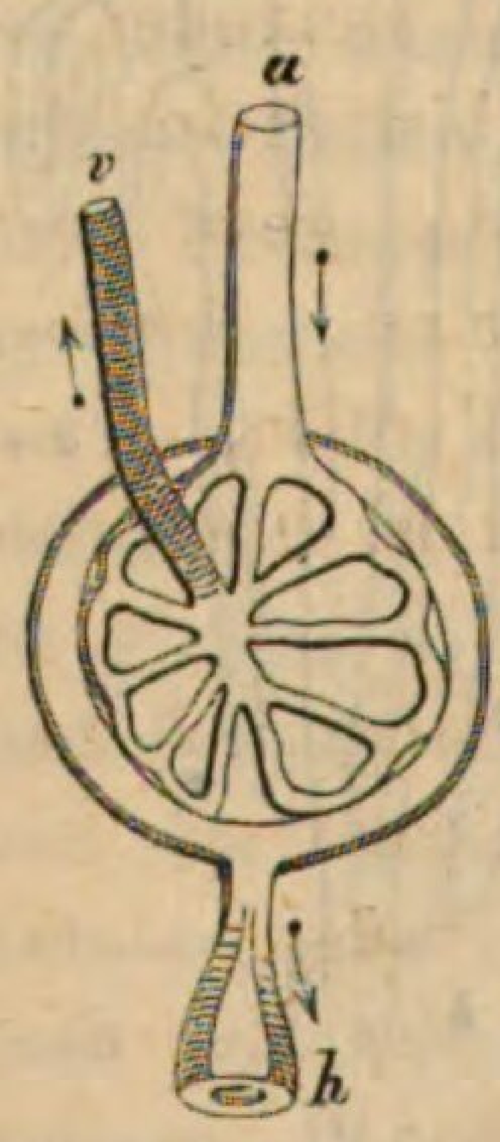


Fig. 56.

Die Harncanälchen und Kapseln sind umgeben von Gewebsspalten, die, wie die Lücken in andern Organen und im Bindegewebe (vergl. §. 93) die Anfänge der Lymphgefässe darstellen. Werden diese Spalten angefüllt, so wirken sie comprimirend auf die Kapseln, die Harn-

röhrchen und ihre Capillaren und dehnen zugleich die ganze Niere aus. Die Fortsätze der Spalten gehen zur Oberfläche der Niere, breiten sich über diese aus und fliessen endlich am Hilus zu einigen grösseren Lymphgefässstämmen zusammen, diese letzteren erst besitzen eine selbstständige Wandung.

Die eigenthümlichen Gefässknäuel der Niere wurden schon von Malpighi entdeckt, daher nach ihm glomeruli Malpighiani genannt. J. Müller wies die Kapselmembran um dieselben nach, und Bowman zeigte, dass diese Kapselmembran unmittelbar in die Wandung der Harncanälchen übergeht. Man glaubte nun, dass die Harnkanälchen nach ihrem Ursprung aus der Kapsel in der Rinde als gewundene Röhrchen verlaufen, dann sogleich in das Mark übertreten und in diesem in gestrecktem Verlauf bis zum Hilus gelangen. Neuerdings erst entdeckte Henle die zurücklaufenden verfeinerten Schlingen der Harncanälchen und gaben endlich Ludwig und Zawarykin diejenige Darstellung vom feineren Bau der Niere, welcher wir oben gefolgt sind *).

§. 143. Eigenschaften, Bestandtheile und Menge des Harns.

Der normale Harn des Menschen ist eine klare, durchsichtige, gelb gefärbte Flüssigkeit von eigenthümlichem Geruch, bitter-salzigem Geschmack und saurer Reaction. Sein specifisches Gewicht liegt im Mittel bei 1,02, es schwankt zwischen 1,005 und 1,03.

Die Hauptbestandtheile des Harns sind die stickstoffhaltigen Producte des Stoffwechsels, nämlich Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, Kreatin, Extractivstoffe, Farbstoffe. Von den unorganischen Stoffen ist das Wasser der Hauptbestandtheil, in ihm gelöst finden sich Kali, Natron, Ammoniak, Kalk und Magnesia, sowie Spuren von Eisen, gebunden an Chlor, Schwefelsäure und Phosphorsäure; als Gase absorbirt finden sich Kohlensäure, Stickstoff und Sauerstoff. Inconstantere oder gewöhnlich nur in sehr kleinen Mengen vorhandene Bestandtheile sind: Traubenzucker, Milchsäure, Oxalsäure, Fett, Indican, Leucin und Tyrosin, Cystin, Blutfarbstoff, Albumin, kohlensaures Ammoniak, phosphorsaure Bittererde-Ammoniak, Schwefelwasserstoff.

Die physikalischen Eigenschaften des Harns sind veränderlich nach der Zeit der Entleerung. Der am Morgen und nach reichlichen Mahlzeiten gelassene Harn ist unklar, specifisch schwerer und reagirt stärker sauer. Der Harn der Fleischfresser ist blasser als der des Menschen, von hohem specifischem Gewicht und stark saurer Reaction. Der Harn der Herbivoren reagirt alkalisch, ist durch sich niederschlagende kohlensaure Erden getrübt und zerzetzt sich rasch unter Verbreitung eines stinkenden Geruchs. Morphologische Elemente finden sich im Harn nur äusserst spärlich und meist entweder zufällig beigemengt oder als ab-

*) Bowman, philos. transact. 1842. Henle, zur Anatomie der Niere, Göttingen 1862. Ludwig u. Zawarykin, Wiener Sitzungsberichte Bd. 48.

norme Bestandtheile. Am häufigsten beobachtet man Plattenepithel der Harnwege, Spermatozoen, so genannte Schleimkörperchen, seltener und nur pathologisch Epithelzellen oder gar Exsudatpfrofen aus den Harncanälchen der Niere, Blutkörperchen, Faserstoffgerinnsel. Oefter erscheinen Niederschläge der im Harn gelösten Salze, besonders harnsaures Natron und, wenn der Harn sich zersetzt, harnsaures Ammoniak sowie phosphorsaure Bittererde-Ammoniak, in solchem zersetzten Harn treten gewöhnlich auch Infusorien und zuweilen Fadenpilze auf; in gewissen krankhaften Zuständen scheiden sich endlich mikroskopische Krystalle von oxalsaurem Kalk aus.

Der Procentgehalt des Harns an seinen einzelnen Bestandtheilen ist ein äusserst wechselnder, was besonders von seinem veränderlichen Wassergehalt, zum Theil aber auch von den Verschiedenheiten in der Menge der einzelnen festen Bestandtheile herrührt. Auf die wichtigsten Momente, welche diese Veränderungen bestimmen, werden wir in den folgenden §§ zurückkommen. Hier lassen wir nur, um eine ungefähre Uebersicht der normalen Harnzusammensetzung zu geben, die von Jul. Vogel berechneten Mittelzahlen aus einer grösseren Zahl von Harnanalysen folgen. Hiernach sind in 100 Theilen Harn enthalten:

Wasser	96,00
Feste Stoffe	4,00
Harnstoff	2,33
Harnsäure	0,05
Chlornatrium	1,10
Phosphorsäure	0,23
Schwefelsäure	0,13
Erdphosphate	0,08
Ammoniak	0,04

Die Menge des abgesonderten Harns ist ausserordentlich veränderlich, und namentlich abhängig von dem Wassergehalt desselben. Die mittlere tägliche Harnmenge schwankt zwischen 1000 und 2000 Grammen. Die stündlich abgesonderte Menge ist mit den Tageszeiten veränderlich: sie steigt vom Morgen an allmälig, bis sie in den Nachmittagsstunden ihr Maximum erreicht, um dann gegen Abend wieder zu sinken. Für 1 Kilogr. Körpergewicht berechnet sich nach Scherer die mittlere tägliche Harnmenge beim Kinde von ungefähr 3 Jahren zu 47 Grm., beim Erwachsenen zu 29,5 Grm.

Der Ausscheidung der wichtigeren Harnbestandtheile werden wir eine besondere Betrachtung widmen. Ueber die minder wichtigen und zum Theil inconstanteren, die in der obigen Analyse wegen ihrer gewöhnlich geringen Menge grösstentheils nicht berücksichtigt sind, folgen hier einige Bemerkungen.

Kreatin und Kreatinin sind, wie Liebig entdeckt hat, normale Harnbestandtheile. Beide stammen wahrscheinlich theils aus den Muskeln, welche dieselben ausser dem Harn allein in merklicher Quantität enthalten, theils aus der

Nahrung. Nach Fleischnahrung findet man daher grössere Quantitäten dieser Stoffe im Harn als nach vegetabilischer Kost (Meissner und Jolly).

Farbstoffe des Harns. Der normale Harn enthält nach Thudichum nur einen einzigen gelben Farbstoff, das Urochrom. Die von andern Beobachtern beschriebenen Farbstoffe (Scherer's Harnfarbstoff, Harley's Urohämatin sowie Scharling's Omichmyloxyd) sind wahrscheinlich Zersetzungsproducte dieses Körpers; durch Oxydation scheint aus demselben der rothe Farbstoff gewisser Harnsedimente (Uroerythrin) hervorzugehen. Ausserdem findet sich im normalen Harn in sehr geringer Menge, reichlicher zuweilen im pathologisch veränderten das Indican (Schunck, Hoppe, Uroxanthin nach Heller), aus dem durch Oxydation Indigroth und Indigblau (früher Urrhodin und Uroglaucin genannt) hervorgehen können.

Traubenzucker (Harnzucker) findet sich nach Brücke constant, wenn auch nur in sehr geringen Mengen (bis zu 0,1 Proc.) im Harn gesunder Individuen. In der Zuckerharnruhr (diabetes mellitus) werden mit enormen Mengen Harn auch sehr grosse Quantitäten Zucker entleert, zuweilen über 200 Grm. täglich; ebenso nach dem s. g. Diabetesstich, vgl. §. 126. Inosit ist nur im Harn Kranker, bei Diabetes und Albuminurie, aufgefunden worden.

Bernsteinsäure kommt nach Meissner sehr häufig im Harn vor. Ihre Quellen sind theils gewisse Bestandtheile der Nahrung, aus denen sie durch Reduction hervorgehen kann, wie Aepfelsäure, Weinsäure, Asparagin, theils solche Bestandtheile der Nahrung und der Gewebe, aus denen sie durch einen Oxydationsprocess sich bilden muss, wie die Fette. Bei Hunden beobachtete M. die reichlichste Bernsteinsäureausscheidung in Folge der Fütterung mit Fleisch und Fett. Auch in Folge des Genusses von Benzoësäure sah derselbe Bernsteinsäure auftreten. Wir wollen für die Reduction und für die Oxydation, aus der die Bernsteinsäure hervorgehen kann, je ein Beispiel hier anführen:

$C_8H_6O_{10} - 2O$	$=$	$C_8H_6O_8$,	$C_8H_8O_4 - 2H + 4O$	$=$	$C_8H_6O_8$.
Aepfelsäure		Bernsteinsäure	Buttersäure		Bernsteinsäure.

Phenylalkohol ($C_{12}H_6O_2$) wurde von Städeler aus dem Rinderharn dargestellt.

Oxalsaurer Kalk ist in sehr kleinen Mengen, in welchen er in dem sauren phosphorsauren Natron des Harns gelöst bleibt, häufig vorhanden; in grösserer Menge, wo er einen Niederschlag bildet, seltener.

Ammoniak enthält, wie es scheint, selbst der frisch gelassene Harn wenigstens in Spuren. Neubauer und Genth fanden die täglich ausgeschiedenen Ammoniakmengen schwanken zwischen 0,3—1,2 Grm. Wahrscheinlich ist es theils als Chlorammonium theils als kohlensaures Ammoniak vorhanden. Letzteres entsteht neben phosphorsaurer Ammoniak-Magnesia namentlich in reichlicher Menge bei der alkalischen Harngährung aus der hierbei stattfindenden Umsetzung des Harnstoffs.

Milchsäure und milchsaure Salze, Essigsäure, Buttersäure werden umgekehrt als Producte einer, übrigens seltener eintretenden, sauren Harngährung angetroffen. Nach Lehmann soll in seltenen Fällen schon im frischen Harn Milchsäure gefunden werden. Das Ferment, durch welches die alkalische Harngährung eingeleitet wird, ist stets organisirt: es besteht aus von aussen in den Harn gekommenen Pilzbildungen (s. g. Harntorulaceen). Wo der frisch gelassene Harn schon alkalisch reagirt, müssen daher solche in die Harnwege gelangt sein. Dagegen mag die saure Harngährung vielleicht durch Fer-

mente eingeleitet werden, die von Anfang an spurweise im Harn enthalten sind. So hat Brücke Spuren von Pepsin aus dem Harn dargestellt; ausserdem findet sich in demselben nach Béchamp ein zuckerbildendes Ferment, das wahrscheinlich mit dem Speichelferment identisch ist.

Albumin kann unter den verschiedensten Verhältnissen im Harn auftreten, ist aber immer ein pathologischer Bestandtheil. Die Hauptursachen der Albuminausscheidung sind 1) Störungen der Circulation, daher man besonders bei Herz- und Lungenkrankheiten sowie bei Thieren in Folge künstlicher Drucksteigerung und Stauung des Blutstroms (Overbeck) Eiweiss im Harne trifft, 2) Veränderungen der Niere, daher bei Erkrankungen dieses Organs (morbus Brigthii) der Harn gewöhnlich sehr eiweissreich ist. Nach reichlicher Wasserinjection beobachtete Kierulf, nach Injection von Gallensäuren ins Blut Kühne Eiweissausscheidung im Harn; in einem Fall sah ich nach mehrtägigem Ausschliessen des Kochsalzes aus der Nahrung Eiweiss auftreten, das nach wiederbeginnender Kochsalzzufuhr alsbald wieder verschwand. Ebenso sah E. Rosenthal bei hungernden Hunden neben bedeutender Kochsalzverminderung Eiweiss im Harn erscheinen. Merkwürdig ist endlich die Beobachtung, dass Hühnereiweiss in's Blut injicirt unverändert in den Harn übergeht (Stockvis)

Gase des Harns. Planer fand unter verschiedenen Verhältnissen in 100 Theilen Harn 0,8—1 proc. Stickstoff, 0,02—0,08 proc. Sauerstoff, 4—12 proc. verdunstbare und 1—5 proc. gebundene Kohlensäure. Hiernach ist im Harn weniger verdunstbare Kohlensänre als im Blut, was man ebensowohl auf die dem Harn mangelnden alkalischen Salze, welche die Kohlensäure des Blutes absorbirt halten, wie auf den im Harn nicht vorhandenen zersetzenden Einfluss der Blutkörperchen beziehen kann. Sehr gering ist der Gehalt des Harns an Sauerstoffgas, was damit zusammenhängt, dass der Sauerstoff grösstentheils im Blut chemisch gebunden ist und also nicht durch Diffusion abgegeben werden kann. Dass der Harn auch nur wenig gebundene Kohlensäure führt, erklärt sich aus der sauren Reaction desselben. Während der Verdauungszeit hat Planer eine bedeutende Zunahme des Kohlensäuregehaltes beobachtet *).

§. 144. Absonderung des Harnstoffs.

Der Mensch sondert unter normalen Verhältnissen 22—36 Gramme Harnstoff täglich durch die Nieren ab. Die Schwankungen sind hauptsächlich von der Art und Menge der aufgenommenen Nahrung abhängig. Bei Entziehung aller Nahrung vermindert sich der Harnstoff, erscheint

*) Neubauer und Vogel, Analyse des Harns, 5. Aufl. v. Gorup-Besanez, physiolog. Chemie 3. Aufl. Hoppe-Seyler, physiologisch- und pathologisch-chemische Analyse, 2. Aufl. Brücke, Wiener Sitzungsber. Bd. 28 u. 29. Meissner und Sheppard, Untersuchungen über das Entstehen der Hippursäure, Hannover 1866. Meissner, Ztschr. f. rat. Med. Bd. 24. Kierulf, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 3. Kühne, physiolog. Chemie 3. Heft u. Archiv f. patholog. Anatomie Bd. 14. Wundt, Journ. f. prakt. Chemie, 1852. Overbeck, Wiener Sitzungsber. Bd. 47. Planer, Zeitschr. der Wiener Aerzte, 1859.

aber bis zum eintretenden Hungertod. Stickstoffreiche Nahrung, namentlich aus Albuminaten und Leim oder leimgebendem Gewebe, steigert die Harnstoffausscheidung bis zu einem Maximum, von welchem an sie ziemlich constant bleibt. Zusatz von Kohlenhydraten oder von Fett und Kohlenhydraten zu solcher Nahrung bewirkt dagegen eine verhältnissmässige Verminderung des Harnstoffs; Fett allein hat nicht diese Wirkung. Fett und Kohlenhydrate als ausschliessliche Nahrung oder selbst mit einem geringen Beisatz von Albuminaten vermindern die Harnstoffausscheidung beträchtlicher als die vollständige Entziehung der Nahrung. Reichliches Trinken erniedrigt zwar den Procentgehalt des Harns an Harnstoff, vermehrt aber die abgesonderte Harnmenge in ungleich höherem Grad, so dass die Harnstoffausscheidung in Folge dessen beträchtlich zunimmt. Kochsalzzusatz zur Nahrung vermehrt die Absonderung, denselben Einfluss hat der Salpeter.

Die Aufnahme von gemischter Nahrung pflegt nach kurzer Zeit die Harnstoffausscheidung zu steigern, diese erreicht nach einigen Stunden ihr Maximum und sinkt dann wieder. Hiervon sind grösstentheils die regelmässigen Schwankungen der Harnstoffausscheidung mit den Tageszeiten abhängig. Diese Schwankungen zeigen einen ähnlichen Verlauf wie die Schwankungen in der Menge des abgesonderten Harns, indem Maximum und Minimum der Harnstoffausscheidung mit Maximum und Minimum der Harnabsonderung sehr nahe zusammenfallen. Doch zeigt die Harnstoffentleerung unabhängig von der Nahrungsaufnahme ähnliche periodische Schwankungen, da man auch bei hungernden Individuen in den späteren Nachmittagsstunden eine Zunahme derselben beobachtet.

Muskelbewegungen haben nach Voit erheblichen Einfluss auf die Absonderung. Meistens beobachtet man zwar eine Vermehrung derselben, es scheint aber, dass hierbei hauptsächlich secundäre Momente (wie Veränderungen der Nahrung oder der aufgenommenen Wassermenge) wirksam sind. Wo alle übrigen Bedingungen unverändert bleiben, da scheint auch die Harnstoffausscheidung keine oder doch nur sehr unbedeutende Schwankungen zu zeigen.

Ueber den Einfluss der hier aufgeführten Ernährungsverhältnisse auf die Harnstoffabsonderung haben die Beobachtungen von Lassaigne, Vogel, Frerichs, Scherer, Lehmann, Becher, C. Schmidt, Bischoff und Voit Aufschluss gegeben. Scherer fand bei einem Irren, der mehrere Wochen lang gehungert hatte, noch eine tägliche Harnstoffausscheidung von 9,5 Grm. Rücksichtlich des Einflusses stickstoffhaltiger Nahrung beobachteten Bidder und Schmidt, dass 1 Kilogr. Katze bei 44 Grm. Fleisch täglich nur 2,9 Grm. Harnstoff, bei 70 Grm. Fleisch 5,2 und bei 108,8 Grm. Fleisch 7,7 Grm. Harnstoff entleerte. Den Einfluss einer Beimengung von fett- und amylumhaltiger Nahrung zum Fleisch haben Bischoff und Voit festgestellt. Der von Kaupp beobachtete Einfluss der Kochsalzzufuhr auf die Harnstoffausscheidung ist kaum anders als aus einer Veränderung der Diffusionsbedingungen in den Nieren zu erklären. Wöhler, Fre-

richs und Neubauer beobachteten ferner eine Vermehrung der Harnstoffausscheidung nach Aufnahme von Harnsäure. (Vergl. §. 145). Glycin und Taurin sollen sich nach Horsford sowie nach Küthe und Heynsins im Blute in Harnstoff und Zucker spalten und daher ebenfalls die Harnstoffausscheidung steigern. Die täglichen Schwankungen der Harnstoffausscheidung sind von Becher, Voit und Draper verfolgt worden. Der Erstere wies nach, dass dieselben auch bei Hungernden, wenn gleich in geringerem Grade auftreten. Während der Nacht wird am wenigsten Harnstoff abgesondert. Das Maximum der Absonderung liegt 3—5 Stunden nach der Hauptmahlzeit.

Eine Vermehrung der Harnstoffausscheidung durch Muskelarbeit ist früher von C. G. Lehmann, Simon u. A. behauptet worden. Erst die Versuche von Voit sind aber rücksichtlich der Nebenwirkung anderer die Harnstoffausscheidung bestimmender Momente einwurfsfrei. Derselbe liess einen Hund abwechselnd ruhen und an einem Tretrade laufen; die an letzterem geleistete Arbeit konnte auf 150,000 Kilogr.-Met. täglich geschätzt werden. In den zwei ersten Versuchsreihen wurde der Hund mit Fleisch ernährt: es ergab sich dabei ohne Arbeit eine Ausscheidung von 109—110 Grm., mit Arbeit von 114—117 Grm. Harnstoff. In zwei andern Versuchsreihen hungerte der Hund: dabei schied er ohne Arbeit 10,8—14,3, mit Arbeit 12,3 – 16,6 Grm. Harnstoff aus. Die Steigerung der Harnstoffausscheidung ist sonach, namentlich im Verhältniss zur eminenten Zunahme der CO_2-Ausathmung, fast verschwindend klein *).

Die stickstoffhaltigen Gewebsbestandtheile durchlaufen jedenfalls zum Theil, wenn nicht sämmtlich, gewisse Zwischenstufen der Verbrennung, bevor sie in das letzte stickstoffhaltige Ausscheidungsproduct des thierischen Haushalts, den Harnstoff übergehen. Glycin, Taurin, Leucin, Tyrosin, Kreatin, Harnsäure u. s. w. sind solche Vorstufen des Harnstoffs. Neben ihnen ist aber auch der Harnstoff selbst, wenn gleich nur in sehr geringen Mengen, als Bestandtheil vieler Gewebe und Flüssigkeiten des Thierkörpers nachgewiesen. Die Vermuthung liegt daher nahe, dass der Harnstoff, nachdem er durch die Oxydation der stickstoffhaltigen Materien an den verschiedensten Orten entstanden ist, durch die Nieren bloss aufgesammelt und ausgeschieden wird. Für diese Vermuthung sprechen überdiess die Ergebnisse vieler Versuche über die Exstirpation der Nieren, als deren Erfolg man in der Regel grössere Ansammlung des Harnstoffs im Blute und Ausscheidung durch andere Secrete (Magen, Darm, Schweiss) oder durch die Lungen, im letzteren Fall nach vorheriger Zersetzung in kohlensaures Ammoniak, beobachtete. In neueren

*) Lehmann, physiolog. Chemie, Bd. 2. Bischoff, der Harnstoff als Maass des Stoffwechsels, Giessen 1853 Becher, Studien über Respiration, Zürich 1855. Kaupp, Archiv f. physiol. Heilk. Bd. 14. Wöhler und Frerichs, Ann. der Chemie u. Pharmacie, Bd. 65. Neubauer, ebend. Bd. 99. Voit, physiologisch-chem. Unters. München 1857. Bischoff und Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers, Leipzig 1860. Küthe und Heynsius, Studien des physiol. Instituts zu Amsterdam, Leipzig 1861. Draper, Schmidt's Jahrbücher der ges. Med. Bd. 92.

Versuchen konnte man jedoch diesen ganzen Symptomencomplex der Urämie oder Harnstoffvergiftung des Blutes, wie er als Folge von Nierendegenerationen auch beim Menschen vorkommt, durch die Ausführung der Nephrotomie oder die Unterbindung der Nierenarterien entweder gar nicht oder jedenfalls nicht in dem Maasse beobachten, wie die vollständige Zurückhaltung des Harnstoffs im Blute dies erwarten liesse. Während sich nach der Unterbindung der Ureteren nicht unbeträchtliche Harnstoffmengen im Blute ansammelten, war das gleiche nach der Nierenexstirpation nicht der Fall; wohl aber fand sich hier der Kreatingehalt der Muskeln vermehrt (Oppler, Zalesky). Gegen die Beweiskraft dieser Versuche wird jedoch von Meissner eingewandt, dass Hunde nach der Nephrotomie einen Theil des zurückgehaltenen Harnstoffs durch Erbrechen entleeren. Wir können daher das Ergebniss der vorliegenden Arbeiten vorerst nur dahin zusammenfassen, dass ein Theil des secernirten Harnstoffs jedenfalls schon im Blute vorhanden ist und durch die Niere bloss ausgeschieden wird, dass aber noch künftige Untersuchungen zu entscheiden haben, ob die Niere sämmtlichen Harnstoff zugeführt erhält, also ein reines Ausscheidungsorgan für denselben darstellt, oder ob sie ausserdem, als selbständige Drüsenfunction, die Umwandlung unvollkommnerer Oxydationsstufen, namentlich des Kreatins, der Harnsäure, in Harnstoff vermittelt *).

Während man früher die Niere als die Bildungsstätte des Harnstoffs betrachtete, ist, seit Prévost und Dumas zuerst 1823 die Nierenexstirpation ausführten, die entgegengesetzte Anschauung, nach der die Niere rein als Ansammlungs- und Filtrirapparat functioniren sollte, allgemein geworden. Erst neuerdings haben auf Hoppe's Veranlassung Oppler nnd Zalesky die Folgen der Nephrotomie von neuem geprüft, und namentlich der Letztere sieht sich durch seine Versuche veranlasst die Harnstoffbildung als eigentliche Drüsenfunction der Niere zu betrachten. Noch bevor diese Streitfrage auftauchte hat die andere vielfach die Physiologen beschäftigt: ob ausschliesslich die Gewebe, oder ob ausserdem das Blut als die Bildungsstätten des Harnstoffs zu betrachten seien. Für die Bildung des Harnstoffs im Blute (für die Existenz einer s. g. Luxusconsumtion) hat man angeführt, dass 1) in den Gewebssäften bisher höchstens Spuren von Harnstoff nachgewiesen werden konnten, während solche Stoffe, die wahrscheinlich in Harnstoff übergehen (wie Harnsäure, Glycin, Taurin) in manchen Geweben in merklicher Menge gefunden wurden, und dass 2) bei der Darreichung von stickstoffhaltiger Nahrung im Ueberschuss die Harnstoffausscheidung zunimmt, während doch kein Grund vorliegt, eine mit der Vermehrung des Stickstoffgehalts proportional wachsende Beschleunigung des Stoffwechsels zwischen Blut und Geweben anzunehmen. (C. Schmidt, Lehmann) Für die ausschliessliche Bildung des Harnstoffs in den Geweben ist dagegen beigebracht worden, dass selbst noch im Hunger Harnstoff ausgeschieden wird, und dass auch der mangelhaft ernährte Organismus mehr Harnstoff absondert als dem Stickstoffgehalt seiner Nahrung entspricht (Bischoff

*) Zalesky, Unters. über den urämischen Process, Tübingen 1865. Meissner, Ztschr. f. rat. Med. Bd. 26 u. 31.

und Voit). Zur sichern Entscheidung über diese Streitfrage ist weder die erste noch die zweite Reihe der angeführten Beweisgründe genügend, die letztere zeigt nur, dass ein Theil des Harnstoffs jedenfalls aus den Geweben entsteht, sie beweist aber nicht, dass auch nur ein Theil, viel weniger dass aller Harnstoff in den Geweben gebildet werde. Ueberhaupt aber scheint es fraglich, ob ein solcher functioneller Gegensatz zwischen dem Blut und den andern Geweben und Gewebssäften, wie er dieser ganzen Streitfrage zu Grunde liegt, statuirt werden darf.

§. 145. Absonderung der Harnsäure und der Hippursäure.

Die Menge der täglich ausgeschiedenen Harnsäure beträgt im Mittel 1,183 Grm. Sie ist am grössten bei Fleischnahrung und nimmt ab bei vegetabilischer Diät (Meissner und Jolly). Durch reichliches Wassertrinken soll sie nach Genth ebenfalls abnehmen. In Folge von Muskelarbeit soll sie nach Ranke vermehrt werden. Sehr reich an Harnsäure ist der Harn der Säuglinge, und die geraden Harncanälchen der Säuglingsniere findet man häufig von harnsauren Salzen angefüllt. Die täglichen Schwankungen der Harnsäureausscheidung sind nach Ranke abhängig vom Verdauungsprocess, indem dieselbe im nüchternen Zustand am geringsten ist und schnell nach der Mahlzeit ansteigt, um nach einigen Stunden wieder zu sinken.

Die Harnsäure wird in der Form saurer Salze, im menschlichen Harn namentlich als saures harnsaures Natron neben wenig saurem harnsaurem Kali und Ammoniak, ausgeschieden. Diese Salze sind nebst dem sauren phosphorsauren Natron die Ursache der sauren Reaction des normalen Harns (Liebig). Sie sind in der Kälte schwer löslich und sinken daher bei der Abkühlung des gelassenen Harns zum Theil als Sediment zu Boden. Solche Sedimente entstehen in Folge einer vermehrten Bildung jener Harnsäureverbindungen namentlich in reichlicher Menge bei fieberhaften Zuständen (urina febrilis). Diese mit einer proportionalen Verminderung des Harnstoffs verknüpfte Zunahme der Harnsäure soll jedoch nach Bartels nur dann eintreten, wenn der Fieberzustand mit Respirationsstörungen verknüpft ist.

Die Harnsäure ist neben dem Harnstoff das wichtigste Oxydationsproduct der stickstoffhaltigen Körperbestandtheile. Sie ist ein unvollständigeres Oxydationsproduct als der Harnstoff und geht in der Regel vor der Ausscheidung aus dem Körper in diesen über, wie schon die Vermehrung der Harnstoffausscheidung nach dem Genuss von Harnsäure vermuthen lässt. Die im Harn secernirte Harnsäure ist also nur der nicht vollständig oxydirte Rest dieses im Säugethierorganismus im Allgemeinen bloss eine Uebergangsstufe des Oxydationsprocesses darstellenden Körpers. Bei den Vögeln und Schlangen dagegen bleibt die Umsetzung der Eiweisskörper grösstentheils auf der Harnsäurestufe stehen, und diese tritt dann in überwiegender Menge, vorzugsweise gebunden an Ammoniak, Kalk und Magnesia, in dem Harn auf. Da die Harnsäure in

vielen Organen und im Blute nachgewiesen ist, so nimmt man an, dass sie nicht erst in der Niere gebildet, sondern nur durch dieselbe ausgeschieden wird. Doch ist dies für den gesammten Harnsäuregehalt des Harns nicht unzweifelhaft erwiesen. Zalesky sah zwar nach der Nephrotomie bei Schlangen an einzelnen Körpertheilen abnorme Harnsäureablagerungen entstehen, letztere waren aber weit unbedeutender als nach der Unterbindung der Ureteren. Diese Beobachtungen sind jedoch für eine Harnsäurebildung in der Niere noch nicht beweisend, theils weil die Thiere nach der Ureterenunterbindung längere Zeit als nach der Nephrotomie leben, theils weil nach der ersten Operation die in die Harnkanälchen schon ausgeschiedene Harnsäure wieder aufgesogen und anderwärts abgelagert wird.

Da die Harnsäure auch künstlich durch Oxydationsmittel (Bleisuperoxyd) Harnstoff, Oxalsäure, Allantoin und CO_2 liefert, so ist die Entstehung dieser Körper aus der $\bar{U}$ innerhalb des thierischen Organismus leicht erklärlich. Sie erfolgt nach folgenden Zersetzungsformeln:

$$\underset{\bar{U}}{C_{10}H_4N_4O_6} + 4O = 2\,\underset{\overset{+}{U}}{(C_2H_4N_2O_2)} + \underset{\bar{O}}{2C_2O_3} + 2HO + 2CO_2$$

$$\underset{\bar{U}}{C_{10}H_4N_4O_6} + 2HO + 2O = \underset{\text{Allantoin}}{C_8H_4N_4O_6} + 2CO_2.$$

Entsprechend der ersten dieser Zersetzungsformeln sah Wöhler nach dem Einnehmen von Harnsäure neben der Zunahme des Harnstoffs Oxalsäure im Harn auftreten. Das Allantoin findet sich im fötalen Harn und im Harn der Kälber neben der Harnsäure; bei mangelhafter vegetabilischer Diät wurde es von Meissner und Jolly auch im Hundeharn gefunden. Dasselbe stellt eine Zwischenstufe der Oxydation zwischen $\bar{U}$ und $\overset{+}{U}$ dar: durch Fermente geht es in letzteren und in Hydantoïn ($C_6H_4N_2O_4$) über, mit Alkalien gekocht zerfällt es in Oxalsäure und NH_3. Die Entstehungsweise der Harnsäure im Organismus ist noch fast völlig dunkel. Ausser bei febrilen Zuständen will man auch bei Milzschwellungen eine Harnsäurevermehrung beobachtet haben. Ranke brachte daher die normale $\bar{U}$-Steigerung während der Verdauung mit der Milzschwellung in Zusammenhang und fasste die Milz als Organ der Harnsäurebildung auf. Doch konnte Bartels in verschiedenen Fällen von Leukämie und Milzschwellung keine vermehrte $\bar{U}$-Ausscheidung auffinden *).

Die Hippursäure kommt im Harn des Menschen und der Fleischfresser nur in sehr geringer Menge vor; sie steigt etwas nach dem Genuss vegetabilischer Nahrungsmittel, namentlich aber nach dem Genuss von Benzoësäure und anderer zur Bensoylreihe gehöriger oder ihr ver-

*) Frerichs und Wöhler, Ann. d. Chem. u. Pharm. Bd. 65. H. Ranke, über Ausscheidung der Harnsäure, München 1858. Zalesky a. a. O. Bartels, deutsches Archiv f. klin. Med. Bd. 1. Meissner, Ztschr. f. rat. Med. Bd. 31.

wandter Körper (Zimmtsäure, Chinasäure). Weit reicher ist der Harn der pflanzenfressenden Säugethiere an dieser Säure. Nach Meissner uud Shepard sind hier die Cuticularsubstanzen der Pflanzennahrung das Material, aus welchem die Hippursäure hervorgeht. Da die Hippursäure eine mit Glycin gepaarte Benzoësäure ist (§. 12), so erklärt sich ihre Entstehung bei der Zufuhr von Benzoylkörpern. Wenn ferner, wie Meissner vermuthet, die Cuticularsubstanz der Pflanzen aus einer der Chinasäure verwandten Atomgruppe (C_{14} H_{12} O_{10}?) zusammengesetzt ist, so würde auch die Hippursäure im Körper der Pflanzenfresser auf analoge Weise, nämlich zunächst durch eine Reduction jener Atomgruppe zu Benzoësäure und dann durch Paarung der letzteren mit dem als Zersetzungsproduct stickstoffhaltiger Gewebe erzeugten Glycin sich bilden. Da das Glycin hauptsächlich in der Leber entsteht (§. 126), so liegt es nahe, die Leber als das Organ der Hippursäurebildung anzusehen. In der That fanden Kühne und Hallwachs, dass Thiere, denen man Benzoësäure zuführt, nach Exstirpation der Leber nur noch ungepaarte Benzoësäure im Harn secerniren. Anderseits konnten jedoch Meissner und Shepard im normalen Blut und im Blut nephrotomirter Pflanzenfresser keine Hippursäure nachweisen: diese Forscher sind daher geneigt, die Niere als den Ort der Hippursäurebildung zu betrachten. Da sie aber nach der Zufuhr von Benzoësäure bei nephrotomirten Thieren Hippursäure im Blute vorfanden, so müsste immerhin die Möglichkeit einer Paarung der Benzoësäure mit Glycin ausserhalb der Niere statuirt werden, auch wenn im übrigen das Misslingen des Hippursäurenachweises auf einem wirklichen Fehlen dieser Säure im Blute beruhen sollte, worüber künftige Untersuchungen zu entscheiden haben.

Der Bildung der Hippursäure können bei dem Genuss von Körpern der Benzoylreihe dreierlei chemische Processe zu Grunde liegen: 1) bei der Aufnahme von Benzoesäure eine einfache Paarung mit Glycin unter Austritt von 2 At. HO (S. 28), 2) bei der Aufnahme von Zimmtsäure ($C_{18}H_7O_3$) eine dieser Paarung voraufgehende Oxydation, 3) bei der Aufnahme von Chinasäure ($C_{14}H_{12}O_{12}$) und Cuticularsubstanz eine vorangehende Reduction. Die beiden ersten Arten der Hippursäurebildung können bei Thieren jeder Organisation stattfinden, die dritte (durch Reduction) kommt dagegen nur bei Pflanzenfressern und Omnivoren vor. Uebrigens tritt bei den Pflanzenfressern nach der Fütterung mit grünen Pflanzentheilen nicht immer $\overline{\text{Hip}}$ im Harn auf, sondern unter Umständen erscheint statt dessen Bernsteinsäure und viel Harnstoff. Die Bildung der Bernsteinsäure muss aber auf einer Oxydation beruhen. Nach den Beobachtungen von Meissner und Shepard scheint die Muskelruhe der Thiere dieser oxydirenden Richtung des Stoffwechsels im Pflanzenfresserorganismus günstig zu sein. Die Beobachtung Kühne's, dass nach dem Genuss von Bernsteinsäure im Harn $\overline{\text{Hip}}$ erscheint, konnten M. und Sh. nicht bestätigen. — Abweichend von der Bildung aus Benzoylkörpern ist jedenfalls die Entstehung der geringen Mengen von $\overline{\text{Hip}}$, die normaler Weise im Harn des Menschen und der Fleischfresser auftreten. Da sich in der Nahrung derselben keine unmittelbaren Muttersubstanzen der $\overline{\text{Benz}}$

nachweisen lassen, so scheint diese hier als Zersetzungsproduct der stickstoffhaltigen Gewebsbestandtheile zu entstehen. Dem entspricht, dass auch bei der künstlichen Oxydation der Eiweissstoffe Körper der Benzoylreihe auftreten *).

Eine in ihrer Zusammensetznng der Hippursäure nahe stehende Säure, die Kynurensäure ($C_{16}H_7NO_5$?) ist von Liebig im Hundeharn entdeckt und von Voit und Riederer als constanter Bestandtheil desselben nachgewiesen worden **).

§. 146. Absonderung des Wassers und der Salze.

Die Wasserabsonderung durch die Nieren ist 1) von der als Getränk aufgenommenen Wassermenge, 2) von den Zuständen des Gesammtorganismus und 3) von den Secretionsbedingungen innerhalb der Nieren abhängig. Die Aufnahme grösserer Wasserquantitäten vermehrt ungefähr erst nach Verlauf einer Stunde die Wasserabsonderung, ebenso die Wasserinjection in die Venen, ein Beweis, dass die Verzögerung der Ausscheidung nicht auf Rechnung der Resorption im Magen und Darm kommt. Trotz gesteigerter Wasserzufuhr kann aber die vermehrte Absonderung im Urin ausbleiben, namentlich dann wenn gleichzeitig die Wassersecretion durch Haut und Lungen oder durch den Darm gesteigert wird. Hiervon abgesehen scheinen Schwankungen in dem hygroskopischen Zustand der Organe, hauptsächlich wohl der Muskeln, vorzukommen, wodurch die Urinsecretion bald auf Kosten des Wassergehalts der Organe vermehrt bald unter Zunahme desselben relativ vermindert wird. So beobachtet man beim Uebergang von eiweissarmer zu eiweissreicher Nahrung (Voit), bei vermehrter Zufuhr von Kochsalz (Kaupp) sowie von kohlensauren Salzen (Thompson) eine gesteigerte Wasserausscheidung. Ferner zeigt sich die letztere von Zuständen des Nervensystems auf eine noch nicht genügend aufgeklärte Weise abhängig: gesteigerte körperliche und geistige Thätigkeit zieht z. B. erhöhte Wasserausscheidung nach sich; sehr bedeutend wird diese auch, ohne gleichzeitige Zuckerabsonderung, vermehrt in Folge einer Verletzung der Rautengrube oberhalb der Stelle des Diabetesstiches (Diabetes insipidus); die Zuckerharnruhr selbst ist immer mit bedeutender Zunahme des Urinwassers verbunden. Der Einfluss der Niere auf die Absonderung gibt sich daran zu erkennen, dass, wie man bei gesondertem Auffangen der aus jedem Ureter träufelnden Flüssigkeit beobachtet, nicht bloss die Menge sondern auch die Concentration des von beiden Nieren gelieferten Harns eine verschiedene sein kann (M. Hermann). Endlich kann aber

*) Kühne und Hallwachs, Archiv f. path. Anat. Bd. 12. Meissner und Shepard, Untersuchungen über das Entstehen der Hippursäure, Hannover 1866.

**) Voit und Riederer, Zeitschr. f. Biologie Bd. 1.

selbst der schon in die Blase secernirte Harn noch in seiner Concentration verändert werden, indem bei längerer willkürlicher Zurückhaltung desselben, namentlich wenn gleichzeitig die Schweisssecretion gesteigert wird, neben wenig Chloriden, Phosphaten und Harnstoff, hauptsächlich Wasser wieder resorbirt wird (Kaupp, Wundt).

Die Menge der abgesonderten Salze wechselt sehr nach der in der Nahrung aufgenommenen Quantität, da ein Ueberschuss zugeführter Salze meistens durch den Harn wieder entfernt wird; am wichtigsten sind unter den Salzen das Chlornatrium, die schwefelsauren und phosphorsauren Alkalien und die phosphorsauren Erden.

Die Absonderung des Chlornatriums ist nicht vollkommen proportional seiner Zufuhr in der Nahrung. Wenn aus dieser fast sämmtliches Kochsalz entfernt wird, so scheidet der Organismus noch fortan merkliche Mengen von Kochsalz aus: er kann also aus seinen Geweben Kochsalz an den Harn abgeben. Steigt umgekehrt die Kochsalzzufuhr über die Norm, so nimmt die Kochsalzausfuhr zunächst nicht in gleichem Grade zu, indem jetzt der Kochsalzgehalt des Blutes und der Gewebe vergrössert wird. Erst wenn eine längere Zeit die Kochsalzzufuhr constant bleibt, ergibt sich auch ein constantes Verhältniss zwischen seiner Aufnahme und Ausgabe. Aehnlich verhält es sich mit der Ausscheidung der Phosphorsäure, von der nur ein kleiner Theil aus dem Phosphor der Albuminate, der grössere von den in der Nahrung zugeführten phosphorsauren Alkalien und Erden herstammt. Dagegen nimmt die Schwefelsäure des Harns hauptsächlich aus der Oxydation des Schwefels der Albuminate und ihrer Abkömmlinge ihren Ursprung. Abgesehen von dem in der normalen Nahrung sehr geringfügigen Gehalt an schwefelsauren Alkalien geht daher auch die Ausscheidung der Schwefelsäure vollkommen derjenigen des Harnstoffs parallel: alle Einflüsse, die den letzteren zu- oder abnehmen machen, lassen auch die erstere steigen oder fallen.

Nach dem Genuss organischer Säuren (wie Essigsäure, Aepfelsäure, Citronensäure) in grösserer Menge wird der Harn alkalisch und braust mit stärkern Säuren auf, indem die organische Säure in CO_2 übergeht und an Alkali gebunden wird (Wöhler). Im normalen, sauren Harn ist das Mengeverhältniss von Alkalien und Erden ziemlich constant. Die vermehrte Zufuhr eines einzelnen dieser Körper macht zwar natürlich auch den relativen Gehalt des Harns an demselben zunehmen: dennoch stehen die Kali- und Natronausscheidung in solcher Wechselwirkung, dass vermehrte Zufuhr des einen auch die Menge des andern im Harn vermehrt (Böcker). Im Uebrigen ist die absolute Menge sämmtlicher Basen von dem Gehalt an Säuren abhängig.

Ueber die Schwankungen in der Absonderung der wichtigeren Salze lassen wir einige normalen Harnuntersuchungen entnommene Zahlen hier folgen. Darnach schwankt die 24 stündige Menge

Chlornatrium	von	8,6	bis 24,8	Grm.
Schwefelsäure	um	2		„
Phosphorsäure	von	2	„ 5,9	„
Erdphosphate	„	0,8	„ 1	„

Bei einer täglich aufgenommenen NaCl-Menge von 33,6 Grm. entleerte Kaupp 27,3, bei 14,2 Grm. Zufuhr 13,5, bei 1,5 Grm. Zufuhr 3,5 Grm. Am 5. Tag vollständigen Kochsalzhungers fand ich noch 1,09 Grm. Von dem zugeführten KO werden nach Reinsen durchschnittlich 65 proc., vom NaO 50 proc. im Harn ausgeschieden *).

§. 147. Absonderungsprocess in der Niere.

Das in die Niere einströmende Blut spaltet sich in derselben in drei die Niere verlassende Flüssigkeiten: Harn, Lymphe und Venenblut. Unter ihnen ist die Lymphe ein unmittelbar aus dem Blutplasma hervorgegangenes Filtrat, das wahrscheinlich durch Diffussion zwischen Harncanälchen und Lymphräumen Veränderungen erfahren kann; der Harn entsteht durch einen von chemischen Anziehungen beeinflussten Filtrations- und Diffusionsprocess; das Venenblut endlich ist der nach Abscheidung von Harn und Lymphe gebliebene, durch Zersetzungsproducte der Niere und innere Zersetzungen veränderte Rest des Arterienblutes.

Schon die Structurverhältnisse der Niere machen die Abscheidung des Harns durch eine Filtration aus dem Blute wahrscheinlich, und die Thatsache, dass die Harnabsonderung mit dem Blutdruck wächst (Ludwig und Goll) scheint dies zu bestätigen; dabei ist bemerkenswerth, dass die Harnsecretion bei demselben Grad der Druckverminderung zu stocken beginnt, bei welchem auch der venöse Blutabfluss aus der Niere merklich verlangsamt wird. Der Einfluss, welchen die Hemmung des venösen Blutabflusses auf die Secretion ausübt, scheint ferner zu beweisen, dass die Gefässknäuel (glomeruli) der Niere die eigentlichen Organe der Harnfiltration sind. Der Verschluss der Venen erzeugt nämlich rasch eine völlige Stockung der Absonderung. Würde nun die Filtration nicht im Glomerulus sondern aus dem Gefässnetz der Harncanälchen geschehen, so liesse eine Stauung in den Venen, welche den Blutdruck in jenem Gefässnetz vermehrt, im Gegentheil eine vergrösserte Absondernng erwarten, wogegen eine Absonderung aus den Gefässen des Glomerulus durch jede venöse Stauung gehemmt werden muss, da nach dem oben in Fig. 56 gezeichneten Schema die Vene des Knäuels in dessen Centrum entspringt, bei starker An-

*) Wöhler, Kaupp, Bischoff, Voit, a. a. O. Genth, Arch. f. gem. Arb. Bd. 3. Wundt, ebend. Reinsen, Dissert. Dorpat 1864. Ausserdem vergl. die Giessener Inauguraldissertationen von Mosler, Gruner, Hegar, Winter, 1852—53.

füllung also die an der Innenwand gelegenen Arterienzweige zusammenpressen und so deren Lumen verengern muss; ähnlich wird bei Ueberfüllung der Harncanälchen mit Flüssigkeit ein Druck auf die Gefässe des Knäuels ausgeübt, durch welchen die Secretion gehemmt wird. Unter normalen Verhältnissen wird eine Blutstockung in den Venen nicht wohl eintreten, dagegen kann leicht nicht nur der arterielle, die Secretion befördernde Druck sondern auch der durch die Anfüllung der Harncanälchen in entgegengesetzter Richtung wirkende, die Secretion hemmende Druck Schwankungen erfahren. Beide Schwankungen müssen sich aber innerhalb enger Grenzen bewegen, da der erhöhte Blutdruck, indem er durch vermehrte Secretion den Druck in den Harncanälchen steigert, durch diese seine Wirkung alsbald wieder herabgesetzt wird. Innerhalb dieser Grenzen wird nun nicht nur die Menge des abgesonderten Harns sondern auch seine Zusammensetzung von dem Verhältniss des Blutdrucks zum Harndruck abhängig sein. Ueberwiegt der Blutdruck nur wenig, so wird die secernirte Flüssigkeit sich nur langsam in den Harncanälchen bewegen; da aber zugleich die letzteren, wenn sie den Blutdruck beträchtlich hemmen, stark angefüllt sind, so wird die schon secernirte Flüssigkeit leichter als sonst in die umgebenden Lymphräume diffundiren. Dadurch wird also die Menge des in den Harncanälchen befindlichen Secretes vermindert, und es muss ausserdem die Zusammensetzung desselben eine Veränderung erfahren, da die Wandung der Harncanälchen nicht für jeden Bestandtheil des Secretes gleich leicht durchgängig ist. Diese Voraussage wird durch die Erfahrungen über den Einfluss der Absonderungsgeschwindigkeit auf die Beschaffenheit des Harns vollkommen bestätigt. Indem Hermann und Ludwig das unmittelbar aus den Harnleitern träufelnde Secret auffingen, stellten sie fest, dass von zwei Nieren eines und desselben Thieres diejenige, die in einer bestimmten Zeit mehr Wasser ausscheidet als die andere, auch mehr Kochsalz und Harnstoff liefert; doch nimmt, so lange die Hemmung der Absonderung mässig ist, das Wasser in höherem Grad ab als der Harnstoff und das Kochsalz, der Procentgehalt an diesen Stoffen nimmt also zu; bei einer stärkeren Hemmung der Absonderung dagegen (z. B. durch zeitweiligen Verschluss der Harnleiter) nimmt der Gehalt an Harnstoff und Kochsalz wieder sehr bedeutend ab, und letzteres kann sogar bis auf Spuren verschwinden. Hieraus folgt, dass Wasser, Kochsalz und Harnstoff (und dem letzteren entsprechen vollkommen in ihrem Verhalten die Schwefelsäure und Phosphorsäure) auf ihrem Weg durch die Niere aus den Harncanälen in die Lymphräume zurückkehren können, dass sie aber dies mit ungleicher Geschwindigkeit thun, indem das Wasser am raschesten, der Harnstoff am langsamsten durch die Wandungen der Harncanäle hindurchgeht. Hiernach kann die Zusammensetzung des aus den Papillen der Niere secernirten Harns wechseln, auch wenn die ursprünglich aus den Gefässknäueln in die Harncanälchen er-

gossene Flüssigkeit die nämliche geblieben ist. Doch haben beträchtlichere Schwankungen des Drucks wahrscheinlich auch auf die ursprüngliche Filtration aus dem Blute schon Einfluss, und zwar ist nach den Gesetzen der Filtration (§. 26) zu erwarten, dass mit zunehmendem Ueberwiegen des Blutdrucks relativ mehr feste Bestandtheile mit dem Wasser in die Harncanälchen transsudiren. Eine directe Bestätigung dieser Folgerung ist unmöglich, doch erscheint bei sehr bedeutendem Steigen des Blutdruckes Eiweiss im Harn, ein Blutbestandtheil der in diesen bei gewöhnlichem Druck nicht übergeht.

Nach den angegebenen Erfahrungen können einige wichtige Erscheinungen der Harnabsonderung aus den Gesetzen der Diffusion abgeleitet werden. Diese letzteren sind aber nicht genügend, um den ganzen Absonderungsprocess zu erklären. Sollte sich die mehrfach aufgetauchte Ansicht bestätigen, dass einige Producte der Harnsecretion, wie Harnstoff, Harnsäure, Hippursäure, wenigstens zum Theil erst innerhalb der Niere entstehen, so müsste natürlich den Drüsenzellen der letzteren ein ziemlich zusammengesetzter Chemismus zugeschrieben werden. Aber selbst wenn wir diese Ansicht als nicht zureichend erwiesen bei Seite lassen und bei der Vorstellung stehen bleiben, dass die Niere lediglich im Blut schon vorhandene Stoffe absondert, so treten doch diese Stoffe im Harn in einem quantitativen Verhältnisse auf, wie es niemals zu Stande kommt, wenn Blutplasma zuerst durch eine indifferente Membran filtrirt wird und dann noch einmal mit einer von Blutplasma wenig verschiedenen Flüssigkeit (der Lymphe) diffundirt. Hieraus muss jedenfalls geschlossen werden, dass die Membran der Harncanälchen *keine indifferente* Membran ist, sondern dass sie auf bestimmte Stoffe *chemische Anziehungen* ausübt, während sie andere Stoffe (z. B. Eiweiss) abstösst. Die Harnabsonderung ist sonach als ein *Filtrations- und Diffusionsprocess* zu definiren, *bei welchem die Beschaffenheit der Membran durch ihre chemische Anziehung das Product der Diffusion beeinflusst.* So erklärt es sich auch, dass bei einem beträchtlich steigenden Gegendruck in den Harncanälchen gerade die dem Harn eigenthümlichen Stoffe wieder an Menge beträchtlich abnehmen. Wenn nämlich durch jenen Gegendruck die Bewegung des Secretes dergestalt verlangsamt wird, dass dasselbe lange Zeit mit der Membran der Harncanälchen in Berührung bleibt, während zugleich durch den Druck in den Harncanälchen die Transsudation in die Lymphräume begünstigt ist, so wird gleichsam eine *umgekehrte Harnabsonderung* stattfinden, d. h. es wird in die Lymphräume eine Flüssigkeit diffundiren, welche die eigenthümlichen Bestandtheile des Harns in vorwiegender Menge enthält, während eine an denselben verarmte Flüssigkeit zurückbleibt. Auf diese Weise wird es z. B. begreiflich, dass bei sich steigerndem Harndruck der Kochsalzgehalt des Harns, welcher ur-

sprünglich denjenigen des Blutes weit übertraf, wieder unter den letztern herabsinken kann.

Den Beweis, dass die Erhöhung des Blutdrucks in den Glomerulis die Absonderung des Harns verstärkt, haben Ludwig und Goll geführt, indem sie bald durch Erregung der Vagi oder durch Blutentziehungen den Druck in den Arterien verminderten, bald durch Wiedereinspritzen defibriuirten Blutes oder durch Unterbindung der Aorta unterhalb des Abgangs der Nierenarterien den Druck vergrösserten. Vervollständigt wurde dieser Beweis durch M. Hermann, der das Secret beider Nieren während ihrer gleichzeitigen Thätigkeit mit einander verglich. Es ergab sich, dass niemals beide Absonderungen sich vollkommen gleich verhielten, sondern dass stets aus dem einen Ureter eine grössere Harnmenge austräufelte als aus dem andern: dabei zeigten sich constant diejenigen Unterschiede in beiden Absonderungen, die zu erwarten waren, wenn alle Secretionsdifferenzen auf Unterschiede im Filtrationsdruck zurückgeführt wurden. Darauf aber, dass es nicht bloss der Blutdruck in den Glomerulis sondern zugleich der in entgegengesetzter Richtung wirkende Druck der secernirten Flüssigkeit in den Harncanälchen sei wodurch die Harnabsonderung bestimmt werde, hat zuerst Löbell hingewiesen Er fand, dass, wenn der Druck der im Ureter angesammelten Flüssigkeit 7 bis 10 Millim. Quecksilber beträgt, die Harnabsonderung aufhört, da, sobald man den Ureter durch ein Manometer verschliesst, das Quecksilber in demselben sehr schnell auf die genannte Höhe steigt, dann aber auf dieser verbleibt. Dagegen fand Hermann, dass, wenn der Verschluss längere Zeit (2 Stunden und mehr) dauert, der Druck im Ureter allmälig weit mehr sich steigert und endlich die Höhe von 40 Millim. erreicht. Dabei ist aber das Angesammelte kein Harn mehr, sondern eine Flüssigkeit, die kaum mehr Harnstoff und Kochsalz, dafür aber viel Kreatin enthält. Demnach waren schon bei einem niedrigeren Druck die Harnbestandtheile zurückdiffundirt, dafür aber noch fortan Wasser und andere Stoffe, die theils Bestandtheile theils (wie das Kreatin) Zersetzungsproducte der Niere sind, ausgeschieden worden. Auf die Möglichkeit, dass die in die Harncanälchen ergossene Flüssigkeit in die Lymphräume zurückdiffundiren könne, hat erst Ludwig hingewiesen, durch die von ihm gemeinsam mit Zawarykin gemachten Ermittelungen über die Lymphwege der Niere veranlasst. Als Bestätigung führt er an, dass Nieren, in welchen die Absonderung durch Verschluss des Ureters gestockt hat, ödematös sind, d. h. dass sie reichlich Flüssigkeit in ihren Lymphräumen enthalten. Diese Thatsache ist jedoch nicht sicher erweisend, da die Lymphräume auch direct von den Blutgefässen aus, wenn die Aussonderung aus dem Blut in die Harncanäle gehemmt ist, sich füllen können. Jedenfalls ist letzteres Moment als ein mitwirkendes anzusehen und erklärt sich hieraus namentlich leicht die eigenthümliche Veränderung der Zusammensetzung, welche der in den Harncanälen stockende Harn durch Diffussion mit der Flüssigkeit der umgebenden Lymphräume erfährt*).

Aus dem Extract der Niere sind Leucin, Xanthin und Hypoxanthin, Kreatin, Taurin, Cystin, Inosit dargestellt worden. Die meisten dieser Stoffe gehen in der Regel nicht oder wenigstens nicht in merklicher Menge in den Harn über. Ihre

*) Goll, Zeitschr. f. rat. Med., 2. R. Bd. 3. M. Hermann, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 36. Ludwig, ebend. Bd. 48.

Bildung deutet offenbar auf einen ziemlich regen Stoffwechsel in dem Nierengewebe. Für den Zusammenhang dieses Stoffwechsels mit der Absonderungsthätigkeit spricht die Beobachtung Bernard's, dass das Blut der Nierenvene während der Secretion eine hellrothe Farbe annimmt, eine Thatsache, welche der Mitwirkung chemischer Factoren bei der Absonderung das Wort zu reden scheint. Rücksichtlich der Art dieser chemischen Mitwirkung besitzen wir nur in Bezug auf die Zurückhaltung der Erweissstoffe des Blutes eine plausible Hypothese. Eiweiss diffundirt nämlich sehr schwer gegen saure Flüssigkeiten. Da nun die freie Säure des Harns in der Niere entsteht, so bewirkt der chemische Process, der sie erzeugt, zugleich die Zurückhaltung des Eiweisses. Ebenso kann man sich denken, dass überhaupt durch den Stoffwechsel der Niere Stoffe erzeugt werden, die nicht selbst in den Harn übergehen, sondern im Gegentheil wahrscheinlich in das Blut zurücktreten, die aber, indem sie das Parenchym der Niere durchtränken, bestimmte Stoffe leichter als andere diffundiren lassen. Hiermit stimmt auch überein, dass nach dem Tode die endosmotischen Eigenschaften der Harncanälchen sich wesentlich verändern, indem ein durch die Blutgefässe der todten Niere getriebener Blutstrom keinen Harn mehr sondern eine Flüssigkeit, wie sie nach den allgemeinen Gesetzen für die Diffusion durch feuchte Membranen zu erwarten ist, in die Harncanälchen übertreten lässt. — Eine Wirkung der Nerven auf die Harnsecretion ist durch sichere Beobachtungen noch nicht ermittelt. Der Einfluss psychischer Affecte lässt auf eine solche Wirkung zurückschliessen: ob aber in diesem Fall die Nerven durch Einwirkung auf die Gefässmuskeln bloss den Blutstrom reguliren, oder ob sie, ähnlich wie in den Speicheldrüsen, direct auf die Secretion wirken, ist noch nicht ermittelt*).

Theorieen der Harnabsonderung. Wir können eine mechanische, eine chemische und eine gemischte Theorie unterscheiden. Die mechanische Theorie ist von Ludwig begründet worden. Er nahm an, dass in dem Glomerulus zunächst eine einfache Transsudation aus dem Blute geschehe, dass also hier Plasma nach Abzug von Eiweiss, Faserstoff und Fett in das Harncanälchen gelange. Die so ergossene Flüssigkeit soll nun in endosmotischen Austausch mit dem Blut der Capillaren treten, welche die Harncanälchen umspinnen, und soll, da dieses Blut durch die Filtration aus dem Glomerulus sehr concentrirt geworden ist, verhältnissmässig beträchtliche Mengen von den in ihm gelösten Stoffen, also namentlich Harnstoff, Harnsäure u. s. w., aufnehmen und dafür Wasser an das Blut abgeben. Ludwig hat neuerdings diese Hypothese insofern wesentlich modificirt, als er nicht mehr den die Harncanälchen umspinnenden Capillaren, sondern den zwischen ihnen befindlichen Lymphräumen den endosmotischen Austausch mit der Flüssigkeit der Harncanälchen zuschreibt, und als er zugesteht, dass viele Erscheinungen nicht ohne die Annahme einer specifischen Permeabilität der Harncanälchen sich erklären lassen; hiermit hat sich Ludwig der gemischten Hypothese genähert. Die chemische Theorie wurde zuerst von Bowman aufgestellt. Er nahm an, dass in den Glomerulis Wasser aus dem Blute ausgeschieden werde, und dass dann dieses auf seinem Weg durch die Harncanälchen die von den Epithelzellen der letzteren aus dem Blut angezogenen festen Harnbestandtheile auswasche. Donders und Wittich haben diese Hypothese etwas modificirt. Nach beiden soll den Epithelzellen der Harncanälchen nur für Harnstoff und Harnsäure eine Absonderungsfunction zukommen, und in den Glomerulis soll

*) Heynsius, Archiv f. holländ. Beitr. Bd. I.

nicht reines Wasser, sondern eine salzhaltige Flüssigkeit secernirt werden, ja Wittich setzt voraus, dass diese Secretion in den Glomerulis nur eine Filtration sei, und dass deshalb hier auch das Eiweiss des Blutplasmas transsudire, welches aber dann von den Secretionszellen, die eine grosse Verwandtschaft zum Eiweiss besitzen, wieder aufgenommen und an das Blut zurückgegeben werde. Für die secretorische Function der Zellen des Harncanälchenepithels führt Wittich an, dass man in denselben bei Vögeln Ablagerungen von Harnsäure antrifft. Aus der Gesammtheit der oben ungeführten Thatsachen ergibt sich, dass weder die mechanische noch die chemische Hypothese zur Erklärung der Erscheinungen genügt, sondern dass eine gemischte Theorie nothwendig wird, welche die Harnabsonderung als einen zusammengesetzten Filtrations- und Diffusionsprocess betrachtet, bei welchem jedoch der eigenthümliche Stoffwechsel des secernirenden Organs den Membranen, durch welche Filtration und Diffusion stattfinden, eine solche Beschaffenheit ertheilt, dass gewisse Stoffe in besonders reichlicher Menge transsudiren, während andere nicht in das Secret übergehen können*).

§. 148. Ausscheidung des Harnes.

Die Ausscheidung des Harns aus den Ausführungsgängen, den Harnleitern, und dem Aufbewahrungsbehälter, der Harnblase, geschieht theils durch den Druck des secernirten Harns theils durch die Contractionen der muskulösen Wandungen jener Organe. Dabei kann die Flüssigkeit stets nur in der Richtung nach aussen weiter gefördert werden, da die Beschaffenheit der Nierenpapillen ebenso den Rücktritt aus den Uretern in die Harncanälchen, wie die schiefe Durchbohrung der Blasenwand von den Uretern den Rücktritt aus der Blase in die Ureteren unmöglich machen. Der Eingang der Blase in die Harnröhre wird durch eine Falte der vordern Blasenwand geschlossen gehalten; dieser Verschluss weicht nur, wenn der Druck in der Blase theils durch die Elasticität ihrer Wandung bei bedeutender Anfüllung theils durch die Contraction der in der Wandung enthaltenen Muskelfasern beträchtlich gesteigert wird. Eine active Muskelthätigkeit findet somit gewöhnlich bloss zum Zweck der Eröffnung der Blase statt, wobei die Zusammenziehung der Längsmuskelfasern der Blasenwandung durch die Bauchpresse unterstützt wird. Nur bei starker Anfüllung der Blase wird durch Contraction der Kreismuskelfasern des Blasenhalses dem Druck, welcher sonst den Harn in die Harnröhre pressen würde, entgegengewirkt.

Man nimmt häufig an, dass eine tonische Zusammenziehung des Blasensphincters stets Bedingung für den Nichtausfluss des Harns sei. Diese Annahme wird aber dadurch widerlegt, dass auch die todte Harnblase noch den Harn hält.

*) Ludwig, Wagner's Handwörterb. der Physiologie, Bd. 2, Lehrb. der Physiol. Bd 2, Wiener med. Wochenschrift 1864. Bowman, philos. transact., 1842. Donders, Physiologie, Bd. 1. v. Wittich, Archiv f. patholog. Anatomie, Bd. 10.

Heidenhain und Colberg behaupten zwar, dass bei lebenden Thieren ein viel grösserer Flüssigkeitsdruck zur Eröffnung der Blase erforderlich sei. Aber dieses Resultat liesse sich leicht aus einer erst bei stärkerem Druck eintretenden Contraction des Sphincters erklären, wie eine solche ja auch aus der Beobachtung am Menschen hervorgeht, ohne dass man nöthig hat einen dauernden Tonus vorauszusetzen. Uebrigens widerspricht v. Wittich direct, auf eigene Versuche gestützt, den Angaben obiger Beobachter*).

3. Verhältniss der Absonderungen zu der aufgenommenen Nahrung.

§. 149. Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben.

Als das normale Verhältniss der Absonderungen zu der aufgenommenen Nahrung muss beim erwachsenen Thier dasjenige bezeichnet werden, bei welchem die sämmtlichen Theile des Thierleibes in ihrer qualitativen und quantitativen Zusammensetzung unverändert bleiben, bei welchem also für den Organismus im Ganzen und für jedes einzelne Gewebe desselben ein Zustand des Gleichgewichts der Einnahmen und Ausgaben vorhanden ist. Dieses Gleichgewicht wird gestört, sobald entweder die Ausgaben grösser sind als die Einnahmen, wo ein Gewebsverbrauch eintritt, oder sobald die Einnahmen grösser sind als die Ausgaben, wo ein Gewebsansatz sich einstellt. Die Anzeichen, die man zur Erkenntniss des Gleichgewichtszustandes benützt, sind: erstens die Unveränderlichkeit des gesammten Körpergewichts und zweitens die qualitative und quantitative Identität der in einer gegebenen Zeit gelieferten elementaren Absonderungsproducte mit den in derselben Zeit aufgenommenen elementaren Nahrungsstoffen.

Zur Nachweisung dieser Identität müssten streng genommen die sämmtlichen in §. 4 aufgezählten chemischen Elementarbestandtheile auf ihrem Weg durch den Organismus verfolgt werden. Bei der Unmöglichkeit, diese Forderung vollständig zu erfüllen, hat man sich jedoch auf die wichtigsten Elemente der organischen Verbindungen, namentlich auf den Kohlenstoff und Stickstoff, beschränkt, da die Aufnahme und Abgabe der letzteren Elemente ein Maass für den Verbrauch der beiden Hauptgruppen der Nahrungsstoffe und Gewebe, der stickstofffreien und stickstoffhaltigen, darbietet. Selbst mit dieser Beschränkung hat aber bis jetzt allein der Kreislauf des Stickstoffs eine genauere Untersuchung gefunden. Da nämlich mindestens in einer grossen Zahl von Fällen fast der sämmtliche im Körper zersetzte Stickstoff in dem Harnstoff ab-

*) Heidenhain u. Colberg, Müller's Arch. 1854. v. Wittich, Königsberger med. Jahrbücher, Bd. 3.

gesondert wird, so lässt sich hier die Aufgabe auf die Vergleichung des Stickstoffs der Nahrung mit dem im Harnstoff enthaltenen und dem in den Excrementen unverwerthet entleerten Stickstoff zurückführen. Dagegen ist die Statik des Kohlenstoffs bis jetzt nur unvollständig erforscht, indem sich die meisten Untersuchungen darauf beschränken, das Verhältniss des Kohlenstoffs der Nahrung zum Kohlenstoff der ausgeathmeten Kohlensäure festzustellen.

Der Satz, dass der Harnstoff in der Regel fast die Gesammtmenge des im Körper zersetzten Stickstoffs der Nahrung und der Gewebe enthält, liesse sich schon nach den früher über die Zusammensetzung der einzelnen Excrete aufgeführten Thatsachen vermuthen. Die geringen Mengen von Ammoniak in der Ausathmungsluft, von Harnstoff im Schweisse, der durch Abschuppung der Oberhaut entstehende Verlust sind so unbedeutend, dass sie meistens nicht in's Gewicht fallen. Auch die in andern stickstoffhaltigen Harnbestandtheilen (wie Harnsäure, Kreatin) geschehende Stickstoffausscheidung beträgt durchschnittlich nur 2 Proc. der Gesammtmenge des Stickstoffs; überdies ergibt die gewöhnlich befolgte Liebig'sche Methode der Harnstoffbestimmung durch Titriren mit salpetersaurer Quecksilberoxydlösung einen Mehrgehalt an Harnstoff, der durch jene anderen Harnbestandtheile verursacht ist und nach Voit dem Stickstoffgewicht derselben ungefähr entspricht. In Widerspruch mit dieser Schlussfolgerung haben mehrere Beobachter, namentlich Barral, Boussingault, Bischoff, bei der Vergleichung des Stickstoffs im Koth und im Harnstoff mit dem Stickstoff der Einnahmen ein nicht unbeträchtliches Deficit vorgefunden und sind dadurch zu der Annahme einer anderweitigen Ausfuhrquelle des Stickstoffs geführt worden, als welche man gewöhnlich die Ausathmungsluft und die Perspiration ansah. Durch zahlreiche Versuche hat aber Voit nachgewiesen, dass mindestens in einer grossen Zahl von Fällen ein solches Deficit nicht zu finden ist, und dass in andern Fällen dasselbe mit Wahrscheinlichkeit auf einen Stickstoffansatz bezogen werden darf, der unter Umständen selbst bei Constanz des Körpergewichts vorhanden sein kann, wenn nämlich gleichzeitig andere Bestandtheile, z. B. Kohlensäure oder Wasser, in einem die Zufuhr übersteigenden Maasse ausgeschieden werden. Nimmt man nun in Rücksicht, dass theils Ungenauigkeiten in der Aufsammlung der Excremente und des Harns vorkommen können, theils ein längeres Zurückhalten von Harn und Koth zuweilen stattfindet, das namentlich kürzere Beobachtungsreihen trübt, theils endlich der Harnstoff noch in der Blase sich manchmal in kohlensaures Ammoniak zersetzt, so würde auch ohne eine weitere Quelle der Stickstoffausfuhr ein Deficit im oben erwähnten Sinne entstehen können. In der That hat nun aber Voit in Versuchsreihen am Hunde und an der Taube länger dauerndes Gleichgewicht zwischen der Einnahme des Stickstoffs und dessen Ausfuhr in Harn und Koth beobachtet, und Henneberg und Stohmann sowie Grouven haben dies bei Wiederkäuern, Ranke beim Menschen im Ganzen bestätigt gefunden. Zwar kommen unter den Versuchsreihen der genannten Beobachter selbst einzelne vor, in denen sich unter der Voraussetzung, dass aller ausgeführter N sich im Harnstoff und Koth findet, kaum glaubliche Schwankungen des Stickstoffgehalts der Gewebe ergeben würden, und ein noch auffallenderes Deficit hat sich in J. Seegen's Versuchen herausgestellt. Trotzdem muss, sobald in einer grösseren Zahl von Fällen nachgewiesen ist, dass sämmtlicher Stickstoff durch Harn und Koth entfernt wird, offenbar überhaupt in allen Fällen normalen Stoffwechsels eine be-

trächtlichere Ausfuhr auf anderem Wege als höchst unwahrscheinlich bezeichnet werden. Es ist nun bemerkenswerth, dass man vollständige Deckung des Stickstoffs durch die Ausgaben in Harn und Koth vorzugsweise da gefunden hat, wo vollständiges Gleichgewicht der Ein- und Ausfuhr bestand. Hiernach scheint es, dass jene Momente, welche das Deficit ergeben, hauptsächlich in solchen Versuchsreihen sich geltend machen, in denen der Ernährungsprocess in einer fortwährenden Veränderung begriffen steht, was insbesondere hinsichtlich der ungleichen Vertheilung der Ausgaben über eine gegebene Zeit auch wohl erklärlich ist. Wir glauben sonach den Voit'schen Satz, dass der sämmtliche Stickstoff der Ausscheidungen im Harn und Koth erscheint, annehmen zu müssen, obgleich die Widersprüche, die über diese Frage zwischen verschiedenen Beobachtern schweben, keineswegs alle genügend aufgeklärt sind.

Die Bestimmung des Körpergewichts dient bei Stoffwechseluntersuchungen zur Ergänzung der durch die directe Wägung der Einnahmen und Ausgaben festgestellten Resultate, indem die Gesammtsumme derjenigen Ausscheidungen, die nicht direct ermittelt worden sind, aus dem Körpergewicht berechnet wird. Namentlich sind so die schwieriger direct zu bestimmenden Producte der Respiration und Perspiration in allen älteren und in vielen neueren Untersuchungen aus dem Verluste berechnet worden. Eine Controle der Berechnung erhält man durch die gleichzeitige Vergleichung des Gewichts der Nahrung mit demjenigen der festen und flüssigen Excrete. Auf diesem Wege ist nun zwar, wenn man von dem Voit'schen Satze ausgeht, der Kreislauf des Stickstoffs zu übersehen, dagegen entgeht völlig die Statik des Kohlenstoffs. Erst Regnault und Reiset sowie Pettenkofer und Voit haben in umfassenderen Versuchsreihen auch diesen durch directe Bestimmung der ausgeschiedenen CO_2 mit in den Bereich der Stoffwechseluntersuchungen gezogen. Uebrigens wird man selbst bei einer vollständigeren Vergleichung der Ein- und Ausfuhr der Elementarbestandtheile, als sie bis jetzt möglich war, hinsichtlich der Frage, auf welche Gewebe sich die angesetzten Elemente vertheilen und von welchen Geweben die zersetzten Elemente herstammen, immer auf Combinationen angewiesen bleiben, die den Werth einer strengen Beweisführung nur selten erreichen können.

Die Bilanz des thierischen Haushalts, die sich aus der Vergleichung der Einnahmen und Ausgaben ergibt, lässt sich durch eine Stoffwechselgleichung ausdrücken, in der man die Elemente der aufgenommenen und der ausgeschiedenen Stoffe einander gegenüberstellt und den letzteren diejenigen Elemente zuzählt, welche der Organismus entweder zurückhielt oder von seinen eigenen Geweben hergab, und deren Hinzufügung die beiden Seiten der Stoffwechselgleichung einander gleich macht. Ist vollständiges Gleichgewicht der einzelnen Einnahmen und Ausgaben vorhanden, so ist dieses ergänzende Glied der Gleichung = null; bei Gewebsansatz treten die zurückgehaltenen Elemente unter dem Zeichen —, bei Gewebsverbrauch treten die über den Betrag der Einnahmen hergegebenen Stoffe unter dem Zeichen + auf der Seite der Ausgaben auf. Wir führen beispielsweise eine Stoffwechselgleichung vom Hunde an, welche Pettenkofer und Voit ermittelten. Sie bietet zugleich fast das einzige Beispiel einer möglichst vollständigen Bilanz. Der Hund bekam in 24 Stunden 1500 Grm Fleisch, seine Sauerstoffaufnahme betrug 477,2 Grm., die Einnahmen und Ausgaben verhalten sich im Ganzen folgendermassen:

	C	H	N	O	Salze		Gesammtsumme
Einnahme	187,8	152,5	51,0	1566,4	19,5	=	1977,2
Ausgabe	184,0	157,3	51,1	1599,7	19,7	=	2011,8
Ueberschuss der Ausgaben	— 3,8	+ 4,8	+ 0,1	+ 33,3	+ 0,2	=	+ 34,6

Die Stoffwechselgleichung ist hiernach, wenn wir das den Ansatz oder Mehrverbrauch der Gewebe enthaltende Glied in [] einschliessen, folgende:
187,8 C + 152,5 H + 51,0 N + 1566,4 O + 19,5 Salze = 184,0 C + 157,3 H + 51,1 N + 1599,7 O + 19,7 Salze + [3,8 C — 4,8 H — 0,1 N — 33,3 O — 0,2 Salze].

Da fast vollständiges Stickstoffgleichgewicht bestand, dagegen C verschwunden, H und O aber mehr ausgeschieden als aufgenommen worden ist, so hat der Organismus in diesem Fall wahrscheinlich Fett angesetzt und ein Plus von Wasser ausgeschieden*).

Zur Herstellung eines Gleichgewichtszustandes zwischen Einnahmen und Ausgaben ist nicht eine bestimmte Form der Nahrung erforderlich, sondern es können verschiedene Nahrungsmittel denselben herbeiführen, sobald sie nur die Elemente, welche der Körper zum Wiederersatz bedarf, in genügender Menge enthalten. Unter den drei Gruppen organischer Nahrungsstoffe, Kohlenhydrate, Fette und Eiweisskörper, sind es allein die letzteren, welche abgesehen von den unorganischen Bestandtheilen alle Elementarstoffe der Gewebe enthalten. Das Eiweiss ist daher der einzige Nahrungstoff, welcher unter Umständen für sich allein ein Gleichgewicht des Stoffwechsels herzustellen vermag. Die Kohlenhydrate und Fette können dies nur in ihrer Verbindung mit Eiweisskörpern. Auch der Leim kann das Eiweiss nicht ersetzen, obgleich er neben Eiweisskörpern gereicht einen gewissen Ernährungswerth besitzt (s. unten, 1). Fett für sich allein gegeben beschleunigt sogar die Zersetzung der stickstoffhaltigen Körperbestandtheile, indem der Stickstoff der Excrete einen höheren Werth als im Hungerzustand erreicht. Es ist somit Gleichgewicht möglich bei Ernährung 1) mit Eiweiss, 2) mit Eiweiss und Fett, 3) mit Eiweiss und Kohlenhydraten, und 4) mit Eiweiss, Kohlenhydraten und Fetten; der letztere Fall ist derjenige der gewöhnlichen normalen Ernährung.

1) Reine Eiweissernährung, Eiweiss und Leim. Eine reine Eiweissernährung ist annähernd hergestellt bei der Fütterung mit fettfreiem Fleische. Der Pflanzenfresser vermag bei reiner Fleischnahrung nicht auf die Dauer zu bestehen, ohne Zweifel weil seine Verdauungsorgane die zur Erhaltung des Gleichgewichts erforderliche Eiweissquantität nicht zu bewältigen vermögen; ebenso scheint der Mensch stets des Zusatzes der Kohlenhydrate oder Fette zu bedürfen. Auch der Fleischfresser kann nach Voit bei reiner Fleischfütterung nur unter gewissen Bedingungen das Gleichgewicht seiner Einnahmen und Ausgaben erhalten,

*) Pettenkofer und Voit, Münchener Sitzungsber. 1863.

nur dann nämlich, wenn er durch eine vorausgegangene reichliche Ernährung viel Eiweiss und Fett in seinen Geweben abgelagert hat. Auch dann hat übrigens der Organismus sehr bedeutende Eiweissmengen zur Erhaltung des Gleichgewichts nöthig. Dagegen vermag sich ein spärlich ernährtes Thier bei reiner Fleischfütterung nicht dauernd zu erhalten. Um Stickstoffgleichgewicht herzustellen, bedarf ein solches Thier so bedeutender, in der Regel steigender Fleischmengen, dass sehr bald die Verdauungsorgane dieselben nicht mehr zu bewältigen vermögen. Bis zu einem gewissen Grade kann Leim den Eiweissconsum ersparen, so dass bei Thieren, welche überhaupt im Stande sind mit lediglich stickstoffhaltiger Nahrung Gleichgewicht herzustellen, solches schon bei einer geringeren Eiweisszufuhr eintritt, wenn gleichzeitig Leim gereicht wird.

Ein wohlgenährter Hund von 30—35 Kilogr. Körpergewicht bedurfte bei Voit 1500 Grm. Fleisch täglich, um 49 Tage im Stickstoffgleichgewicht zu bleiben. Als derselbe Hund nach 42tägiger Fütterung mit nur 500 Grm. Fleisch etwa 3000 Grm. Fleisch d. h. eine diesem Gewicht entsprechende N-Menge der Excrete verloren hatte, erhielt er 20 Tage lang wieder 1500 Grm., setzte dabei aber nur 609 Grm. Fleisch und in 8 folgenden Tagen bei 2000 Grm. Zufuhr gar nichts mehr an, bei dann erfolgter Rückkehr zu 1500 Grm. überstieg die Ausfuhr die Einnahme. In einer andern Versuchsreihe erhielt derselbe Hund, nachdem er zuvor gehungert hatte, eine allmälig bis zu 1500 Grm. täglich ansteigende Fleischmenge. Damit setzte er sich 23 Tage lang in's Gleichgewicht, begann dann aber wieder abzumagern und wurde erst durch 2000 Grm. in's Gleichgewicht gebracht, ohne Fleisch anzusetzen. Als Pettenkofer und Voit ihrem Hunde 400 Grm. Fleisch und 200 Grm. Leim verabreichten, wurde noch ein Mehr von N ausgeschieden, bei 400 Fleisch und 250 Leim wurde aber schon N angesetzt: Kohlenstoff wurde in beiden Fällen mehr ausgeschieden als aufgenommen.

2) Ernährung mit Eiweiss und Fett oder Eiweiss und Kohlenhydraten. Zusatz von Fett oder Kohlenhydraten (Zucker) zum Eiweiss bewirkt eine relative Ersparung des letztern, so dass das Thier mit einer viel geringeren Menge Eiweiss (dem dritten bis vierten Theil der bei reiner Fleischfütterung erforderlichen) ausreicht, um Stickstoffgleichgewicht zu erhalten. Von dem Zucker sind grössere Mengen erforderlich, um dieses Ergebniss zu erreichen, als vom Fett, und das letztere kann, wenn es in beträchtlicher Menge gegeben wird, gleichzeitig Fettansatz bewirken. Anderseits kann aber auch das Körperfett, obgleich in geringerem Grade, dieselbe Wirkung ausüben wie das Fett der Nahrung, indem ein fettreicher Organismus bei geringer Fleischzufuhr sich in Stickstoffgleichgewicht zu setzen vermag, dabei aber sein eigenes Körperfett aufbraucht.

Als der Voit'sche Hund täglich 500 Grm. Fleisch und 250 Grm. Fett erhielt, schied er eine Stickstoffmenge aus, die 557 Grm. Fleisch entsprach, setzte also 57 Grm. von seinem Körperfleisch zu, und gleichzeitig setzte er, wie sich aus dem Körpergewicht berechnen liess, 75 Grm. Körperfett an, zersetzte also nur 175 Grm. von dem genossenen Fett. Bei täglich 500 Grm. Fleisch und 100 Grm.

Zucker zersetzte er neben diesen 100 Grm. Zucker noch 151 Grm. seines Körperfetts und 537 Grm. Fleisch (stickstoffhaltiges Gewebe). Bei täglich 500 Grm. Fleisch und 300 Zucker zersetzte er aber bloss 466 Grm. Fleisch, 34 Fett und 300 Zucker. Als in einer späteren mit Zuhülfenahme des Respirationsapparats ausgeführten Versuchsreihe Pettenkofer und Voit einem Hunde 2 Tage lang 400 Grm. Fleisch und 250 Grm. Stärke oder Zucker gaben, erschien sämmtlicher Stickstoff und Kohlenstoff in den Excreten wieder; als aber der Hund neben 400 Grm. Fleisch 200 Fett erhielt, so war zwar wieder N-Gleichgewicht, aber der C erschien nicht vollständig, vermuthlich weil das Thier Fett ansetzte. Diese Thatsachen scheinen dafür zu sprechen, dass der Zucker seine Wirkung zunächst einer Ersparung an Körperfett verdankt, was mit der früher (§. 35) im Allgemeinen entwickelten Ansicht über die Bedeutung der Kohlenhydrate im Gesammtstoffwechsel übereinstimmen würde.

3) Gemischte Ernährung. Der Vorzug jener Mischung von Nahrungsstoffen wie sie unsere gewöhnlichen Nahrungsmittel darbieten, ergibt sich aus den soeben erörterten Bedingungen des Gleichgewichts der Ein- und Ausfuhr, wenn man hiezu noch die physiologischen Verhältnisse der Verdauung und Aufsaugung in Betracht zieht. Von den letzteren abgesehen würde die Ernährung mit Eiweiss und Fett offenbar die günstigsten Bedingungen des Gleichgewichts darbieten. Eine solche Ernährung ist aber wenigstens für den Menschen und den Pflanzenfresser wegen der Bedingungen der Verdauung nicht zuträglich: hier treten dann die Kohlenhydrate für das Fett und wahrscheinlich in ähnlichem Sinn der Leim für das Eiweiss ersetzend ein. In der Physiologie der Nahrung wurde bereits erörtert, dass jene Gruppen von Nahrungsstoffen bei einer günstigen Ernährung in gewissen Mengeverhältnissen geboten sein müssen (§. 65). Auch dies bestätigt die Physiologie des Stoffwechsels. Reicht man dem Fleischfresser, der sich zuvor mit Fleisch und Fett oder mit Fleisch und Brod günstig ernährt hat, ausschliesslich Brod, also ein Nahrungsmittel, in welchem die Kohlenhydrate sehr bedeutend über das Eiweiss überwiegen, so braucht das Thier steigende Mengen, und es nimmt dabei zwar nicht an Körpergewicht ab, aber anfänglich überwiegt der Stickstoff und Kohlenstoff der Excrete den Stickstoff und Kohlenstoff der Einnahmen, während von dem aufgenommenen Wasser im Körper zurückgehalten wird: die Gewebe werden also wasserreicher, wie sich auch daran zu erkennen gibt, dass bei der Rückkehr zur Fleischnahrung die Nieren reichlich Wasser secerniren. Zwischen den einzelnen Elementarbestandtheilen ergab die Brodfütterung beim Hunde erst nach 41 Tagen ein annäherndes Gleichgewicht, bei der Katze war ein solches gar nicht zu erreichen (Bischoff und Voit). Ebenso wird das Gleichgewicht zwischen den ein- und ausgeführten Elementarbestandtheilen gestört, wenn neben wenig Eiweiss unverhältnissmässig viel Fett oder neben wenig Fett oder Kohlenhydrat unverhältnissmässig viel Eiweiss gefüttert wird. Im ersten Fall, bei übergrosser Fett- und spärlicher Eiweissnahrung, kann der Zustand dem bei ausschliesslicher Fettfütterung

sich annähern, d. h. es kann noch mehr Eiweiss der Gewebe als beim Hunger zersetzt, gleichzeitig aber Fett angesetzt werden. Im zweiten Fall, bei übermässiger Fleischfütterung, wird bedeutend weniger Kohlenstoff ausgeschieden als aufgenommen, während sich annähernd Stickstoffgleichgewicht einstellt, eine Erscheinung, die wohl durch eine Abspaltung von Fett aus dem Fleische erklärt werden muss und somit wieder der Fettbildung aus Eiweiss (§. 35) das Wort redet (Pettenkofer und Voit).

4) Gleichgewicht bei verschiedenen Ernährungszuständen des Körpers. Für jeden Organismus gibt es bei jeder Art der Ernährung eine gewisse Minimalgrenze der Nahrungsquantität, unter die nicht herabgegangen werden darf, wenn der Organismus nicht dauernd von seiner eigenen Körpersubstanz zusetzen und daher schliesslich verhungern soll. Wenn es sich aber darum handelt, den Körper in demjenigen Gleichgewichtszustand seiner Bestandtheile zu erhalten, in welchem er sich gerade befindet, so können dazu sehr verschiedene Nahrungsquantitäten erforderlich sein. Der Organismus bedarf zur Erhaltung dieses Gleichgewichts um so mehr Nahrung, je besser genährt er bereits ist, und bei einer Nahrungsquantität, bei der ein gut genährter Körper von seinen eigenen Bestandtheilen verbraucht, kann ein schlecht genährter im Gleichgewicht sein oder sogar an Gewicht zunehmen. Anderseits gibt es aber auch eine gewisse Maximalgrenze des Gleichgewichts, über die hinaus ein weiterer Gewebsansatz nicht mehr stattfinden kann, indem sonst der Ueberschuss unresorbirt den Darm wieder verlässt, wobei in der Regel zugleich Verdauungsstörungen sich einstellen, welche alsbald jene Maximalgrenze des Gleichgewichts erheblich herabdrücken. Die zur Erhaltung des Körpers auf seinem Gleichgewicht erforderliche Nahrungsquantität wächst viel schneller als die Körpermasse, eine doppelt so grosse Menge von Fleisch, Fett u. s. w. bedarf also im selben Organismus mehr als das doppelte des zur Erhaltung der einfachen Menge erforderlichen Nahrungsmaterials: der Umsatz steigt schneller als der Ansatz.

Die Minimalgrenze des Gleichgewichts war bei dem Voit'schen Hunde für reine Fleischfütterung 500 Grm. täglich, wobei aber nur auf kurze Zeit das Gleichgewicht erhalten werden konnte, da, wie schon oben (unter 1) bemerkt wurde, ein schlecht genährter Hund, wie ihn das Eintreten der Minimalgrenze voraussetzt, sich nicht auf die Dauer von reinem Fleisch erhalten kann, sondern allmälig von seinem eigenen Fleisch zusetzt. Die Maximalgrenze betrug 2500—2600 Grm Wurde ihm mehr gereicht, so trat Erbrechen und Diarrhoe ein. Für gemischte Ernährung liegen die Grenzen wahrscheinlich noch viel weiter aus einander, da hier einerseits eine geringere absolute Quantität zur Erhaltung des Gleichgewichts ausreicht (Minimalgrenze), anderseits aber auch eine grössere Quantität von den Verdauungsorganen ertragen werden kann (Maximalgrenze). Doch existiren für die übrigen Ernährungsweisen noch keine ausreichenden Angaben. Ebenso ist das Problem, diejenigen Aequivalente der verschiedenen Ernährungsweisen auf-

zufinden, die den Körper in einem bestimmten Gleichgewichtszustand zu erhalten vermögen, bis jetzt noch nicht gelöst. Da mit steigender Zufuhr der Körper sich einer Grenze nähert, wo er alles zersetzt, gar nichts mehr ansetzt, so folgt hieraus schon, dass der Umsatz unverhältnissmässig rascher steigen muss als der Ansatz. In Bezug auf die stickstoffhaltigen Bestandtheile haben diese Thatsache Bischoff und Voit beim Hunde nachgewiesen und dann Henneberg und Stohmann beim Rinde bestätigt. Da schliesslich beinahe bei jeder Fleischmenge Gleichgewicht sich einstellt, so müssen zur Constatirung dieser Thatsache immer die ersten Tage nach dem Eintritt der gesteigerten Zufuhr benützt werden. Wir heben aus den zahlreichen Tabellen Voit's einige Zahlen hervor, die an einem Hunde von etwa 20 Kilogr. Körpergewicht gewonnen wurden:

Gefütterte Fleischmenge in Grammen	Zersetzte Fleischmenge in Grammen	Das Zersetzte in Bruchtheilen der Gesammtfleischmenge des Körpers und der Nahrung	Vorhergegangene Ernährung
1000	580	$^1/_{34}$	Gemischtes Fressen
1500	1186	$^1/_{17}$	"
1800	1356	$^1/_{15}$	3 Tage Hunger
2000	1753	$^1/_{11}$	Leim mit wenig Fleisch
2500	2153	$^1/_{9}$	1800 Fleisch täglich.

Aus diesen Zahlen ersieht man ferner, dass die Beschaffenheit der vorherigen Ernährung von wesentlichem Einfluss ist. In noch höherem Grade macht sich dies bei der Vergleichung der reinen Fleischnahrung mit Fleisch- und Fettnahrung geltend. So fand Voit, dass wenn einem fleischreichen Körper 100 Grm. Fleisch mehr als bisher zugeführt wurden, davon etwa 80 Grm. der Zersetzung anheimfielen, während ein fettreicher Körper unter den gleichen Umständen nur 36 Grm. und weniger zersetzte, alles übrige ansetzte. Fettreichthum begünstigt also unter sonst gleichen Verhältnissen den Fleischansatz; ähnlich wirken die Kohlenhydrate, da diese ihrerseits wieder eine Aufspeicherung des Fettes ermöglichen, eine für die rationelle Ernährung sehr wichtige Thatsache, denn sie zeigt, dass zur Erzielung eines möglichst grossen Fleischansatzes eine zu ausschliessliche Fleischkost keineswegs zweckmässig ist. Ferner ist von selbst einleuchtend, dass der spätere Fleisch- und Fettansatz bei der Mästung der Thiere immer kostspieliger wird. Uebrigens kommt für diese Frage ausserdem noch in hohem Grade die Verdaulichkeit der einzelnen Nährstoffe in Betracht, indem die Ausnutzung der Futterbestandtheile zunimmt, je weniger Bestandtheile derselben Art von leichterer Verdaulichkeit dargeboten sind; die Ausnutzung der Gesammtnahrung wird demnach geringer, wenn gleichzeitig Nahrungsstoffe gleicher Art von sehr verschiedener Verdaulichkeit aufgenommen werden (Henneberg und Stohmann). Geht man von einer bestimmten Ernährung zu einer andern über, so dauert es immer einige Zeit, bis der neue Gleichgewichtszustand sich hergestellt hat, und zwar im Allgemeinen um so länger, je mehr die beiden Ernährungsweisen sich unterscheiden. Beim Uebergang von einer geringeren zu einer grösseren Fleischration ist meistens am 4.—5. Tag schon das Gleichgewicht vorhanden, lässt man aber eine reichliche Fleischnahrung nach vorhergegangenem Hunger eintreten, so kann eine doppelt so lange Zeit bis zur Erreichung dieses Punktes umlaufen. Hierbei nimmt die Zersetzung allmälig zu und dem entsprechend der Ansatz ab. So betrug in einem Versuch, in welchem von einer sparsamen gemischten Nahrung zu reiner Fleischfütterung von 1800 Gr. übergegangen wurde, und wo das Gleich-

gewicht sich nach 5 Tagen herstellte, der Ansatz am 1. Tag 289, am 2. u. 3. Tag je 82, am 4. 29 und am 5. 3 Gr. Der tägliche Stickstoffumsatz stieg dabei allmälig von 20,2 auf 61,2 Gr. Wie hier beim Uebergang von einer spärlicheren zu einer reichlicheren Nahrung, in den ersten Tagen der Ansatz sehr viel grösser ist und dann rasch sinkt, so findet umgekehrt beim Uebergang von einer reichlicheren zu einer spärlicheren Nahrung am ersten Tag noch eine verhältnissmässig sehr bedeutende Stickstoffausscheidung statt, und es nähert sich diese dann rasch derjenigen Grösse, die dem neuen Gleichgewichtszustand entspricht.

In dem Nachweis, dass die Menge der Zufuhr zu der Organmasse eines Thieres in einem bestimmten, übrigens mit dem Gewicht der zu ernährenden Masse wachsenden Verhältnisse stehen muss, liegt der Schwerpunkt der von Bischoff und Voit begonnenen und von dem letzteren Forscher theils allein theils gemeinsam mit Pettenkofer fortgeführten Stoffwechseluntersuchungen. Obgleich uns dieser Satz offenbar schon angesichts der Thatsache, dass ein Organismus bei sehr verschiedenem Fleisch- und Fettreichthum existiren kann, sehr plausibel erscheinen muss, so ist derselbe doch von früheren Physiologen keineswegs angenommen worden. Die Meisten hielten vielmehr dafür, es könne nicht nur ein und derselbe Organismus sich in sehr verschiedenen Zuständen im Gleichgewicht befinden, sondern es könne ausserdem auch in einem und demselben Zustand je nach der Grösse der Zufuhr ein sehr verschiedener Verbrauch stattfinden. Eine Stütze schien diese Ansicht hauptsächlich in einem Versuch von Bidder und Schmidt zu finden. Sie beobachteten, dass einer Katze, die zur Erhaltung ihres Gleichgewichts 90 Grm. reines Fleisch auf 1 Kilogr. Körpergewicht bedurfte, bis zu 124 Gr. gegeben werden konnten, ohne dass ein Gewebsansatz eintrat, indem der Ueberschuss sogleich durch die Zunahme der Ausfuhr wieder entfernt wurde; in andern Fällen erfolgte zwar Gewebsansatz, aber da im Verhältniss zu diesem immerhin eine sehr grosse Menge N-haltiger Substanz zersetzt wurde, so schlossen B. und S., dass, sobald die Nahrungsquantität über den nothwendigen Bedarf steige, eine mit dem Ueberschuss steigende Menge derselben einer Luxusconsumtion, d. h. einer Zersetzung im Blute ohne vorherigen Eintritt in die Gewebsmasse, verfalle*). Bei dem Streit über diesen Punkt wurden anfänglich von beiden Seiten zwei disparate Fragen mit einander vermengt, nämlich die Frage, ob alles über den Bedarf eines gewissen Gleichgewichtszustandes Zugeführte unnütz zersetzt werde, und die andere, ob im Blut ebenso wie in den Geweben eine Zersetzung stickstoffhaltiger Materien vorkomme; erst neuerdings hat Voit den letzteren Punkt als für die Sache unwesentlich bei Seite gelassen und zugestanden, dass das Blut in dieser Beziehung sich wie andere stickstoffhaltige Gewebe verhalten dürfte (s. §. 144). Die wesentlichere Frage für die Theorie der Luxusconsumtion ist aber die erstgenannte. Die Schlüsse, welche in diesem Sinne zur Aufstellung der Luxustheorie führten sind auf wahrscheinlich unzureichende und darum unrichtig gedeutete Beobachtungen gegründet. Dass im Allgemeinen im Organismus der Gewebsansatz so lange zunehmen kann, als es möglich ist den Umsatz zu steigern, kann nicht mehr bezweifelt werden. Die Feststellung dieses Satzes und der an

*) Bidder und Schmidt, Verdauungssäfte und Stoffwechsel. Bischoff und Voit, die Gesetze der Ernährung des Fleischfressers. Voit, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 1—3. Pettenkofer und Voit, Münchener Akademieberichte, 1866 und 1867.

ihn sich schliessenden Thatsachen hat der Physiologie des Stoffwechsels eine neue Grundlage gegeben.

§. 150. Stoffwechsel im Hungerzustand.

Im Hungerzustand scheidet der Organismus fortan durch Nieren, Haut und Lungen Stoffe aus. Die Grösse dieser auf Kosten der Gewebe geschehenden Zersetzung richtet sich nach dem Stoffvorrath, der in Folge der vorausgegangenen Ernährung in den Geweben angesammelt ist. Ein wohlgenährter Organismus nimmt daher beim Hunger rasch an Gewicht ab und liefert mehr Harnstoff und Kohlensäure als ein dürftig genährter; in dem ersteren kann sogar bei völligem Hunger noch ein intensiverer Zersetzungsprocess stattfinden als in dem letzteren bei Zufuhr von Nahrungsmitteln. Alle solche Unterschiede, die von der Beschaffenheit der vorausgegangenen Ernährung abhängig sind, verschwinden natürlich nach den ersten Hungertagen, und die Zersetzung verläuft bei verschiedenen Thieren derselben Species um so gleichmässiger, je mehr man sich den späteren Stadien der Verhungerung nähert. Im Ganzen zeigt der Verlauf des Zersetzungsprocesses beim Hunger dieselbe Gesetzmässigkeit wie beim plötzlichen Wechsel in der Quantität der Nahrung: das Körpergewicht und die Ausscheidungen ändern sich anfänglich sehr bedeutend, um sich dann einer Grenze zu nähern, bei der sie bis zum eintretenden Tode nur noch eine sehr langsame Abnahme zeigen. Diese Grenze wird rascher erreicht, wenn der Organismus schon zuvor unvollständig ernährt war. Ausserdem ist aber der Verlauf des Hungers von der Qualität der vorausgegangenen Ernährung mitbedingt. Ein fettreicher Organismus erträgt den Hunger relativ am längsten. Ein Thier, das vor dem Hunger reichliche Fleischfütterung erhielt, zersetzt sogleich in den ersten Hungertagen den aufgespeicherten Ueberschuss. Ein Thier dagegen, das mit Fleisch und Fett gefüttert wurde, hält einen Theil dieses Eiweisses noch längere Zeit zurück, indem, wie es scheint, in Folge der Verbrennung des Fettes die Oxydation des Eiweisses verlangsamt wird. Die Abhängigkeit der Eiweisszersetzung beim Hungern von dem Eiweissgehalt der Gewebe gilt übrigens selbstverständlich nur innerhalb einer und derselben Thierspecies. Bei verschiedenen Species ist dagegen das Verhältniss des Gesammteiweissgehalts der Gewebe zu demjenigen Theil desselben, welcher beim Hunger zerstört wird, je nach der sonstigen Organisation der Thiere ein sehr verschiedenes. Im Allgemeinen zerstören kleinere Thiere relativ viel mehr stickstoffhaltige Substanz als grössere.

In den einzelnen Organen des hungernden Thieres verläuft der Zersetzungsprocess mit sehr verschiedener Intensität. Man kann hierauf aus den Gewichtsverlusten schliessen, welche die Organe beim Hunger erfahren. Am beträchtlichsten werden die Fettablagerungen reducirt, auch die Muskeln schwinden bedeutend; dann folgen Haut, Knochen, Leber,

Darmcanal. Den geringsten Schwund zeigt das Nervensystem. Die Abnahme der Blutmenge entspricht ungefähr dem Mittel aus der Gewichtsabnahme der Organe. Zuweilen nimmt der relative Wassergehalt der Organe zu. Die Gesammtabnahme der festen Bestandtheile kann bis zum erfolgenden Hungertode bei einem zuvor gut genährten Thier nahezu die Hälfte des Körpergewichts betragen.

Als Beleg für die obigen Sätze geben wir zunächst eine der Versuchsreihen von Voit. Das Körpergewicht betrug 35 Kilogr.; aus der Harnstoffausscheidung (A) ist der unter B verzeichnete Fleischumsatz durch Einführung eines den N im Harnstoff deckenden Fleischgewichts berechnet; unter C ist täglich die Gesammtmenge des an den künftigen Tagen noch der Zerstörung anheimfallenden Fleisches bestimmt.

	A. Harnstoff	B. Fleischumsatz	C. Zerstörbares Fleisch	D. Theil des davon Zerstörten
Vor dem Hunger	180,8	2488		
1. Hungertag	60,1	823	3700	$^1/_4$
2. „	24,6	341	2877	$^1/_8$
3. „	19,2	262	2536	$^1/_{10}$
4. „	17,4	237	2274	$^1/_{10}$
5. „	12	168	2037	$^1/_{12}$
6. „	13	182	1869	$^1/_{10}$
7. „	12,6	170	1687	$^1/_{10}$
8. „	10,2	138	1517	$^1/_{11}$

Die andern Hungerreihen sind von der vorstehenden und unter einander hauptsächlich nur in Bezug auf die am ersten, höchstens noch zweiten Hungertag ausgeschiedene Harnstoffmenge unterschieden. War nämlich das Thier schlecht genährt, so sank sogleich am ersten Hungertag die Harnstoffmenge auf 14 Grm. und nahm dann weiterhin nicht viel mehr ab, so dass der täglich zerstörte Bruchtheil stickstoffhaltiger Substanz (D) für die späteren Hungertage in allen Versuchen in einem ziemlich constanten Verhältniss zu der im Körper vorhandenen Fleischmenge blieb. Jenen von der vorangegangenen Ernährung abhängigen, an Menge sehr wechselnden Theil des Eiweisses, der in den ersten Hungertagen der Zersetzung anheimfällt, nennt Voit „Vorrathseiweiss“, dasjenige Eiweiss dagegen, welches Tag für Tag einen ziemlich constanten Bruchtheil zur Zersetzung liefert, nennt er „Organeiweiss“, ohne übrigens mit diesen Ausdrücken sagen zu wollen, dass nicht beide an die Organe gebunden seien. Nur soll das Vorrathseiweiss loser, das Organeiweiss fester gebunden sein. V. schätzt, dass von jenem 70 Proc. an den zwei ersten Hungertagen zersetzt werden, während von dem letzteren täglich etwa 1 Proc. in Harnstoff übergehe. Uebrigens muss hervorgehoben werden, dass, wie schon Frerichs beobachtet und Voit bestätigt hat, die Stickstoffausscheidung beim Hunger nicht immer diesen regelmässigen Verlauf nimmt. Zuweilen stellt sich nach mehreren Tagen noch einmal eine Zunahme der Harnstoffausscheidung ein. Es ist wahrscheinlich, dass dies mit der Fettmenge des Körpers zusammenhängt, und dass jene Periode gesteigerter Harnstoffbildung mit dem Zeitpunkt zusammentrifft, wo das anfänglich vorwiegend der Verbrennung anheimfallende Fettgewebe vollständig aufgebraucht ist.

Ueber den Gewichtsverlust der Organe beim Hunger liegen Beobachtungen von Chossat, C. Schmidt, Schuchardt und Voit vor. Alle diese Beob-

achtungen leiden natürlich an dem Uebelstand, dass es dabei nöthig ist, verschiedene Thiere mit einander zu vergleichen, indem man annimmt, dass bei dem verhungerten Thier vor dem Eintreten des Hungerversuchs jedes Organ denselben Bruchtheil des Körpergewichts ausmachte wie bei einem andern Normalthier, dessen Organe man zur Vergleichung gewogen hat. Wir lassen die Resultate einer Beobachtnng von Voit an der Katze hier folgen:

Organe	100 Grm. frisches Organ verlieren	100 Grm. trockenes Organ verlieren	Von 100 Grm. Gesammtverlust treffen auf
Knochen	13,9	—	5,4
Muskeln	30,5	30,2	42,2
Leber	53,7	56,6	4,8
Nieren	25,9	21,3	0,6
Milz	66,7	63,1	0,6
Pankreas	17,0	—	0,1
Hoden	40,0	—	0,1
Lungen	17,7	18,8	0,3
Herz	2,6	—	0
Darm (leer) . . .	18,0	—	2,0
Hirn und Rückenmark	3,2	0	0,1
Haut (mit Haaren)	20,6	—	8,8
Fettgewebe	97,0	—	26,2
Blut	27,0	17,6	3,7
Rest	36,8	—	5,0

Man ersieht aus dieser Tabelle, dass das Fett bei weitem dem bedeutendsten Verbrauch unterworfen ist, während die Muskeln wegen ihrer Masse den grössten Theil des Gesammtverlustes ausmachen. Den geringsten Verlust zeigen die Centralorgane des Nervensystems. In diesen Hauptpunkten stimmen auch die Versuchsreihen der andern Beobachter mit der Voit'schen Tabelle überein, während dieselben in vielen andern Punkten abweichen. Namentllch sind die Angaben über die Abnahme der Blutmenge sehr schwankend, was wohl von der Unzuverlässigkeit der Methoden herrührt. Voit hat die Blutmenge nach der Welker'schen Methode (§. 112) ermittelt, seine Zahl dürfte daher grösseres Zutrauen verdienen *).

§. 151. Stoffwechsel bei Muskelarbeit.

Durch Muskelarbeit wird, wie aus der Physiologie der einzelnen Secrete hervorgeht, die Gesammtmenge der Absonderungen vergrössert, während gleichzeitig das Nahrungsbedürfniss und die Quantität des aufgenommenen Sauerstoffs zunimmt. Dabei trifft aber jene Vermehrung der Ausscheidungen die einzelnen Secrete in sehr verschiedenem Maasse:

*) Chossat, recherches expér. sur l'inanition, Paris 1843. Bidder und Schmidt, a. a. O. Schuchardt, Dissert. Marburg 1847. Voit, Ztschr. f. Biologie, Bd. 2.

am beträchtlichsten vermehrt sich die exspirirte Kohlensäure (§. 132), in der Regel unbedeutend, zuweilen gar nicht merklich ist die Zunahme der Harnstoffausscheidung (§. 144). Dabei zeigt jedoch, wie E. Smith bemerkt hat, die letztere häufig erst einige Stunden nach wiedereingetretener Ruhe eine offenbar noch von der Arbeit herrührende Mengezunahme. Immerhin lässt sich aus den vorliegenden Thatsachen schliessen, dass zwar die Zersetzung aller Gewebsbestandtheile durch Muskelarbeit beschleunigt wird, dass aber doch vorwiegend hierbei die stickstofffreien Bestandtheile verbraucht werden. Diese aus den Gesammtverhältnissen des Stoffwechsels resultirende Thatsache bestätigt die Auffassung, welche wir früher (§. 52) bereits im Allgemeinen bezüglich der Quellen der Muskelarbeit entwickelt haben.

Die durch die Versuche von Simon, Lehmann und Speck, Beigel u. A. festgestellte Thatsache, dass bei Muskelarbeit die Harnstoffausscheidung vermehrt wird, hat genügt, um die Physiologen bis in die neueste Zeit an der vorzugsweise von Liebig ausgebildeten Lehre festhalten zu lassen, dass die Muskelarbeit ausschliesslich in der Zersetzung der stickstoffhaltigen Gewebe ihre Quelle habe. Der Erste, der darauf aufmerksam machte, wie sehr die Steigerung der CO_2-Ausscheidung die Stickstoffzersetzung überwiegt, war Voit. In seinen Versuchen am Hunde zeigte sich immerhin noch eine mehr oder minder erhebliche Zunahme der Harnstoffmenge während der Arbeit. Von Pettenkofer und Voit wurden aber endlich Beobachtungen am Menschen mit gleichzeitiger Untersuchung der Respiration und der Nierenabsonderung angestellt, bei welchen die Harnstoffabsonderung bei Ruhe und Arbeit völlig constant blieb.

	Hunger		Mittlere Kost		Eiweiss-reiche Kost	Stickstoff-lose Kost.
	Ruhe	Arbeit	Ruhe	Arbeit	Ruhe	Ruhe.
In 24 Stunden Ausgeschiedene CO_2	695	1187	930	1134	1003	839
Ausgeathmetes HO	814	1177	957	1412	1110	925
Aufgenommener O	743	1072	867	1006	850	808
Harnstoff	26,3	25,0	37,2	37,3	55,8	27,7

Trotzdem blieben die genannten Forscher bei der Ansicht, dass die Muskelkraft aus der Zersetzung der Eiweisskörper des Muskels ihren Ursprung nehme. Der Organismus ist nach Voit's Hypothese ein Apparat, der durch Eiweisszersetzung immer gleich viel Kraft entwickelt; diese Kraft werde aber während der Ruhe für andere Zwecke verwendet. Dass eine nach dieser Hypothese gebaute Arbeitsmaschine äusserst unzweckmässig construirt wäre, erhellt ohne weiteres. Entweder sind die sonstigen Zwecke, denen die Eiweisszersetzung während der Ruhe dient, im thierischen Haushalt von Bedeutung: dann ersieht man nicht, wie für dieselben während der Arbeit gesorgt werden soll; oder sie sind ohne Bedeutung dann unterhält der Thierkörper fast fortwährend eine unnöthige Luxusconsumtion. Es kann nun aber offenbar diese ganze Frage auf folgendem Wege

direct entschieden werden: man untersucht, ob die in einer gegebenen Zeit, während deren Arbeit geleistet wird, stattfindende Eiweissverbrennung ausreicht, um den Arbeitsaufwand zu decken. Fick und Wislicenus haben diesen Weg eingeschlagen. Sie genossen 31 Stunden lang nur stickstofffreie Nahrung nebst Getränk: in die 17.—22. Stunde dieser Zeit fiel eine höchst beschwerliche Bergbesteigung (Faulhorn). Es wurde dann der Stickstoffgehalt des Harns in der Zeit vor geleisteter Arbeit, während und nach derselben ermittelt. Die während der Arbeit und 6 Stunden nachher gelieferte Stickstoffquantität betrug 5,742 (F.) und 5,549 (W.) Grm., entsprechend 37,17 und 37,0 Grm. Eiweiss. Die Verbrennung dieser Menge entspricht, wenn man die von Frankland ermittelten Wärmeeinheiten des Muskels (§. 153) zu Grunde legt, 68690 und 68376 Kilogrammmetern Arbeit. Die wirkliche Arbeit war aber die Erhebung von 66 (F.) und 76 (W.) Kilogr. Körpergewicht auf 1956 Meter, d. h. 129096 und 148656 Kilogr.-Met., eine Zahl, die mit Hinzurechnung der Arbeit der Respirationsmuskeln und des Herzens sich noch etwa verdoppeln dürfte, bis zu 320000 und 370000 Kilogr.-Met., dann würde aber das verbrannte Eiweiss noch kaum ausreichen, um den fünften Theil dieser Arbeit zu decken. Da diese Untersuchung sich nicht auf eine längere Dauer erstreckt und eine Vergleichung mit der Eiweissverbrennung bei gleicher Zufuhr während der Ruhe nicht in Betracht zieht, so lässt sie darüber, ob und in welchem Grade das Eiweiss selbst an dem gesteigerten Verbrennungsprocess Theil nimmt, keinen Schluss zu: wohl aber bestätigt dieselbe die schon aus den frühern Versuchen zu folgernde Thatsache, dass die Muskelarbeit vorzugsweise auf Kosten der Verbrennung stickstofffreier Materialien geschieht *).

VI. Die Wärmebildung.

§. 152. Eigenwärme des Körpers und seiner einzelnen Theile.

Unter den verschiedenen Theilen des menschlichen Körpers haben diejenigen, die leicht ihre Wärme nach aussen abgeben, wie die Hautoberfläche, Mundhöhle und Mastdarm, eine ziemlich wechselnde Eigenwärme. Dagegen ist die Temperatur der innern Theile in hohem Grade constant. Am höchsten steht die Wärme des Blutes, die im Mittel 39° C. beträgt und in normalen Verhältnissen bis gegen 37° sinken und über 41° steigen kann. Die Wärme des Blutes ist veränderlich theils nach der Gefässprovinz, der es angehört, theils nach dem Zustand des Organismus. In der untern Hohlvene ist das Blut etwas wärmer als in der obern; in höherem Grade übertrifft die Wärme des Lebervenenblutes diejenige des Pfortaderblutes, die Wärme des Nierenvenenblutes diejenige des Nierenarterienblutes. Dagegen ist das Blut des linken Herzens

*) Voit, über den Einfluss des Kochsalzes, des Kaffees und der Muskelbew. München 1860. Pettenkofer und Voit, Zeitschr. f. Biologie Bd. 2. Fick und Wislicenus, Zürcher Vierteljahrsschr. 1865. Vgl. ausserdem §. 52.

und der Lungenvenen, ohne Zweifel wegen der in den Lungen stattfindenden Abkühlung, in der Regel etwas kälter als das Blut des rechten Herzens (Bernard); ebenso übertrifft die Blutwärme in den Hautarterien wegen der Abkühlung an der Hautoberfläche meistens die Blutwärme in den Hautvenen (Colin). Die Temperatur des Venenblutes innerer Organe wird, wie Ludwig an der Speicheldrüse entdeckt hat, durch die Function gesteigert, falls nicht, wie bei Lungen und Haut, durch Ausstrahlung und Verdunstung eine compensirende Temperaturerniedrigung stattfindet, dem Blut wird somit innerhalb der Organe Wärme mitgetheilt, und diese Mittheilung wird durch die Function der Gewebe gesteigert.

Die Eigenwärme der Organe ist theils von der Temperatur des sie durchströmenden Blutes theils von der ihre Function begleitenden Wärmebildung theils von der grösseren oder geringeren Wärmeableitung abhängig.

Die Eigenwärme steigt mit der Nahrungsaufnahme. Sie zeigt daher gewöhnlich regelmässige Schwankungen, die grossentheils von den Zeiten der Nahrungsaufnahme abhängig sind. Sie erhebt sich unmittelbar nach dem Frühstück und erreicht 4—6 Stunden nach demselben ihr erstes Maximum, sinkt dann bis zum Mittagessen, fängt nach demselben wieder zu steigen an und erreicht nach ungefähr 2 Stunden ihr zweites Maximum. Sodann sinkt sie fortan bis zum Abend, ohne dass das Abendessen eine dritte merkliche Zunahme hervorruft. Bei Ausschluss aller Nahrung zeigt jedoch die Eigenwärme ähnliche Schwankungen. Sie hat ebenfalls zwei Maxima, eines am Morgen, eines am Nachmittag, aber es treffen diese Maxima nicht unbedingt auf die nämlichen Zeiten wie diejenigen, die man bei Nahrungsaufnahme beobachtet. Hieraus sowie aus der Einflusslosigkeit der Abendmahlzeit ist zu schliessen, dass die Schwankungen der Eigenwärme in der Nahrungsaufnahme nicht ihre einzige Quelle haben, sondern dass sie durch dieselbe hauptsächlich nur in Bezug auf die Zeit ihres Eintritts bestimmt werden.

Bei dauernder Entziehung der Nahrung zeigt die Eigenwärme nur im Anfang und, wenn die Entziehung bis zum Hungertod fortwährt, kurz vor Eintritt des letztern ein merkliches Sinken. Im Ganzen beträgt aber hierbei die Abnahme nicht mehr als 5—6° C.

Die Unterschiede in der Blutwärme der verschiedenen Organe sind von G. Liebig, Bernard, Colin untersucht worden. Bernard fand:

			Zustand des Thieres				Zustand des Thieres
1.	Rechtes Herz	38,8° C.	Nüchtern	3.	Pfortader	37,8° C.	Seit 4 Tagen hungernd
	Linkes Herz	38,6			Lebervene	38,4	
2.	Rechtes Herz	39,2	Verdauend	4.	Pfortader	39,7	Verdauend
	Linkes Hers	37,1			Lebervene	41,3	

Aus diesen Zahlen geht hervor, dass durch den Verdauungsprocess zunächst die Wärme des Venenblutes der speciell bei der Verdauung betheiligten Organe

wie der Leber (4), gesteigert wird, dass aber ausserdem auch die gesammte Blutwärme zunimmt (2). Ueber die functionelle Temperaturerhöhung des Speicheldrüsenvenenblutes vergl. §. 73. Nach Colin ist bei allen der Körperoberfläche genäherten Organen das Arterienblut fast immer wärmer als das Venenblut (um 0,5—1°), dagegen fand derselbe, dass die Temperatur im linken Herzen öfter diejenige im rechten (doch meist nur um 0,1—0,2°) übersteigt. Offenbar werden diese Schwankungen, abgesehen von dem wärmeerzeugenden Stoffwechsel der Lunge, hauptsächlich von dem Verhältniss der Lungenabkühlung und der Hautabkühlung abhängig sein. Ist die letztere bedeutend, so wird die sich im rechten Herzen sammelnde Blutmischung die tiefere Temperatur erhalten *).

Die periodischen Tagesschwankungen der Eigenwärme mit und ohne Nahrungsaufnahme sind namentlich von Lichtenfels und Fröhlich sowie von Bärensprung studirt worden. Die gewöhnlichen Schwankungen betragen nach diesen Beobachtern nicht mehr als $^1/_2$ — 1° C., und zwar ist die Grösse dieser Schwankungen ziemlich unabhängig davon, ob Nahrung genommen oder gehungert wird. Nur die mittlere Eigenwärme der Hungertage fanden Lichtenfels und Fröhlich um 0,57° unter derjenigen der andern Tage stehend. Es scheint uns hiernach, dass zwei Einflüsse sich durckreuzen: 1) eine fortan vom Morgen bis zum Abend stattfindende Temperaturabnahme und 2) eine durch jede dargereichte Nahrung hervorgebrachte Temperaturzunahme. Am Abend ist der erstere Einfluss so gewachsen, dass er den zweiten ganz zum Verschwinden bringt. An Hungertagen bleibt trotzdem die durch die regelmässige Ernährung einmal eingeleitete Periodicität erhalten. Diese Hypothese könnte durch Untersuchung der Tagesschwankungen im Hungerzustand bei sehr verschiedener Regelmässigkeit der vorausgegangenen Ernährung geprüft werden. Uebrigens halten die Temperaturschwankungen ziemlich gleichen Schritt mit den Schwankungen der Pulsfrequenz (§. 117). Auch in den einzelnen Lebensaltern zeigt die Eigenwärme nach Bärensprung bestimmte Verschiedenheiten. Sie ist am höchsten beim Neugeborenen (37,8°), sinkt dann allmählig, um sich zwischen dem 30. und 60. Jahr ziemlich constant (auf 36,8—36,9°) zu erhalten und dann im hohen Alter nochmals zu steigen (37,4°). Ueber die Temperatur während des Verhungerns haben Chossat und C. Schmidt übereinstimmende Beobachtungen angestellt. Die von C. Schmidt untersuchte Katze lebte 19 Tage und erhielt während der ersten 16 Tage ihre Eigenwärme sehr constant, erst innerhalb der 3 letzten Tage sank dieselbe um etwa 5° C. *).

Methoden der Temperaturmessung. Um ein Maass der Eigenwärme des gesammten Körpers zu gewinnen, bestimmt man die Temperatur einer der leicht zugänglichen Höhlen (Mundhöhle, Mastdarm) oder der Achselhöhle mit empfindlichen Thermometern. Auch zur Temperaturbestimmung des Blutes und einzelner Organe hat man sich bis jetzt in der Regel der thermometrischen Messung bedient; doch ist im Allgemeinen für letztere Zwecke der Thermomultiplicator vorzuziehen (s. med. Physik §. 242 u. 271). Bei den Thermometermessungen ist hauptsächlich darauf zu sehen, dass das Thermometer lange genug mit der be-

*) G. Liebig, über die Temperaturunterschiede des venösen und arteriellen Blutes, Giessen 1853. Cl. Bernard, comptes rendus, t. XLIII. Colin, ebend. 1865.

**) Lichtenfels und Fröhlich, Denkschriften der Wiener Akademie Bd. 3. von Bärensprung, Müller's Archiv 1851. Chossat, Bidder und Schmidt a. a. O.

treffenden Stelle in Berührung bleibe, und dass die Thermometerkugel allseitig von derselben umgeben werde. Beides kommt besonders bei den Messungen in der Achselhöhle in Betracht, da sich hier die Haut selbst erst nachdem sie zusammengefaltet ist auf die Temperatur der inneren Theile erwärmen muss. Vergleiche hierüber die beachtenswerthen Bemerkungen von Liebermeister*).

§. 153. Wärmeökonomie des Körpers.

Wie der Organismus durch das Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben des Stoffs seine stoffliche Zusammensetzung bewahrt, so erhält er seine constante Temperatur durch ein Gleichgewicht der Wärmeeinnahme und Wärmeausgabe. Aber zwischen dieser Statik des Wärmewechsels und der Statik des Stoffwechsels bestehen bemerkenswerthe Unterschiede. Der Thierkörper nimmt seine Wärme nicht wie seine Nahrung von aussen, sondern er erzeugt sie in sich selber. Man kann daher, wenn man in Bezug auf die Wärme von einem Gleichgewicht der Einnahmen und Ausgaben redet, hierunter auch nur das Gleichgewicht zwischen der durch die Verbrennung der Nahrungsstoffe erzeugbaren und der durch Abgabe nach aussen verlorenen Wärme verstehen. Dann ist aber eine Constanz der Eigenwärme möglich, ohne dass so viel Wärme verausgabt wird als nach Maassgabe der im Körper verbrannten Stoffe zur Verfügung steht, weil nach dem Gesetz der Aequivalenz der lebendigen Kräfte jede in anderer Form zu Tage tretende Kraftleistung, namentlich jede mechanische Bewegung des Thierkörpers, einen Abzug von der erzeugten Wärme bedingen muss. Ein Gleichgewicht zwischen Wärmeeinnahme und Wärmeausgabe ist somit nur dann zu erhalten, wenn man sich die in anderer Form existirende Krafterzeugung in die ihr äquivalente Wärmemenge zurückübersetzt denkt. Die Thatsache, dass die Eigenwärme des Körpers und seiner Organe sich beim Menschen und den warmblütigen Thieren in hohem Grade constant erhält, zeugt aber nicht bloss für ein in der Regel bestehendes Gleichgewicht zwischen Wärmeproduction und Wärmeverlust, sondern ausserdem für die Existenz von Vorrichtungen, durch welche jenes Gleichgewicht, wenn es vorübergehend gestört wird, innerhalb gewisser Grenzen leicht wieder hergestellt werden kann. Der Organismus bewirkt diese Wärmeregulirung, indem er bei gesteigertem Wärmeverlust theils die Wärmeproduction vergrössert, theils sonstige Wärmeverluste herabmindert, und indem er bei erhöhter Wärmebildung theils seine Wärmeverluste steigert theils aber moderirend auf die Wärmeproduction selber einwirkt. Die Kenntniss der Wärmeökonomie des thierischen Körpers stützt sich daher auf die Untersuchung der Quellen der Wärmebildung und der Wege für die Wärmeausgaben.

*) Liebermeister, Prager Vierteljahrsschrift Bd. 85.

1) Quellen der Wärmebildung. Die Bestandtheile der Nahrung und der Gewebe des Thierkörpers haben bei dem Verbrennungsprocess, dem sie während des Stoffwechsels anheimfallen, als Wärmeerzeuger einen sehr verschiedenen Werth. Unter den drei Gruppen organischer Nahrungs- und Gewebsstoffe besitzen den grössten Wärmewerth die Fette, einen geringeren die Kohlenhydrate, den geringsten die Eiweisskörper. Die Zufuhr dieser Stoffe in der Nahrung scheint daher in der angegebenen Reihenfolge die Wärmebildung zu steigern. Ausser der Verbrennung kann auch die einfache Spaltung oder Combination vorhandener Verbindungen sowohl Wärme frei machen wie solche binden. Namentlich ist der Aus- und Eintritt des Wassers von solchen Wärmeveränderungen begleitet (Berthelot). So werden ohne Zweifel auch im thierischen Körper namentlich die Spaltungsprocesse der Eiweisskörper und Kohlenhydrate, die Zersetzung und Wasseraufnahme der Fette von Wärmeerscheinungen begleitet sein. Da aber im Ganzen im Thierkörper solche Spaltungen, die zu einfacheren Verbindungen mit festerer Gruppirung der Atome führen, überwiegen, so wird nach den allgemeinen Principien der Wärmelehre auch bei diesen an sich ohne Aufnahme von O und Abgabe von CO_2 verlaufenden Processen im Ganzen mehr Wärme entwickelt als gebunden werden (§. 51). Im gesunden Zustande wird das Steigen und Sinken der Wärmeproduction fast ausschliesslich bestimmt durch die äusseren Wärmeverluste, durch die Verdunstung und Ausstrahlung an der Körperoberfläche und durch die Arbeitsleistung, welche letztere stets eine den Bedarf der Arbeit etwas übersteigende Consumtion und daher eine geringe Wärmeerhöhung der arbeitenden Organe herbeiführt. Auch für die Wärmebildung ist das Nahrungsbedürfniss mit seinen Schwankungen nach äusserer Temperatur, Jahreszeit u. s. w. ein ziemlich sicherer Regulator. Dagegen kann namentlich in dem pathologisch gestörten Organismus die Stoffconsumtion und in Folge dessen die Wärmebildung unabhängig von jenen Veränderungen der Wärmeausgabe Schwankungen erfahren, durch welche dann die Eigenwärme der Organe und des Blutes sich von ihrer normalen Grösse mehr oder weniger entfernt. Hierdurch muss aber die pathologische Störung selbst schliesslich bedeutend vergrössert werden, denn der Organismus des Warmblüters erträgt eine auch nur wenig gesunkene oder gesteigerte Eigenwärme auf die Dauer nicht: bei einer Temperatur von 40° C. sterben Hunde in 2 — 6 Stunden, während ihre Körpertemperatur auf 43—45° steigt (Obernier, Ackermann); auf 18—20° abgekühlt verlieren Kaninchen die Fähigkeit ihre normale Körpertemperatur wieder zu erlangen und können nur durch Einleiten künstlicher Respiration noch zuweilen vom Tode gerettet werden (Bernard, Walther). Unter den pathologischen Zuständen, welche die Wärmeökonomie alteriren, sind die bis jetzt allein in dieser Beziehung genauer untersuchten Fieberzustände hervorzuheben. Dass im Fie-

ber eine erhöhte Wärmeproduction stattfindet, ergibt sich theils aus dem vermehrten Stoffumsatz, der sich in einer gesteigerten Ausscheidung von Harnstoff (wahrscheinlich auch von CO_2) ausspricht, theils aus dem Umstand, dass die verminderte Wärmeausstrahlung, wie sie allerdings im Froststadium des Fiebers vorhanden ist, nicht wohl zureicht, um die stattfindende Temperaturerhöhung zu erklären (Liebermeister).

Bezeichnet man diejenige Wärmemenge, welche erforderlich ist um 1 Grm. Wasser um 1° C. zu erwärmen als eine Wärmeeinheit, so ist die Verbrennungswärme, welche 1 Grm. reine Holzkohle entwickelt, = 8080, und die Verbrennungswärme von 1 Grm. Wasserstoff = 34462 solcher Einheiten. Die bei der Verbrennung der wichtigeren Nahrungsmittel und Gewebsstoffe sich entwickelnden Wärmemengen sind durchschnittlich geringer, wie die folgende den Messungen Frankland's entnommene Tabelle ersehen lässt; wir fügen derselben die den entwickelten Wärmeeinheiten entsprechenden Arbeitsgrössen bei, indem wir bemerken, dass man unter Arbeitseinheit diejenige Arbeit versteht, welche ein Gewicht von 1 Kilogr. 1 Meter weit fördert, und dass eine Wärmeeinheit 0,423 Arbeitseinheiten entspricht. Für die Wärmeproduction des Thierkörpers kommt aber ferner in Betracht, dass in demselben die verbrennlichen Substanzen nicht wie im Verbrennungsapparat zu CO_2, HO und freiem N, sondern, wie man annähernd voraussetzen kann, wenn man den N-haltigen Zersetzungsproducten das wichtigste derselben substituirt, zu CO_2, HO und Harnstoff verbrennen. Die unter dieser Voraussetzung mit Zuhülfenahme der Verbrennungswärme des Harnstoffs berechnete Wärmemenge haben wir ebenfalls verzeichnet.

1 Grm.	Vollständige Verbrennung.				Oxydation im Organismus.			
	Wärmeeinheiten.		Arbeitseinheiten		Wärmeeinheiten.		Arbeitseinheiten.	
	Trocken.	Im natürl. Zustand.	Trocken.	Im natürl. Zustand.	Trocken.	Im natürl. Zustand.	Trocken.	Im natürl. Zustand.
A. Nahrungsmittel.								
Kartoffeln (73 Proc. HO)	3752	1013	1589	429	3695	997	1563	422
Weizenmehl	—	3941	—	1669	—	3846	—	1647
Erbsenmehl	—	3936	—	1667	—	3541	—	1598
Reis	—	3813	—	1615	–	3761	—	1591
Rindfleisch (70,5 Proc. HO) . , . .	5313	1567	2250	664	4839	1427	2047	604
Kalbfleisch (70,9 Proc. HO)	4514	1314	1912	556	4023	1172	1704	496
Schinken (54,4 Proc HO)	4343	1980	1839	839	3685	1680	1559	711
Ei (62,3 Proc. HO)	6321	2383	2677	1009	6056	2283	2562	966
Milch (87 Proc. HO)	5093	662	2157	280	4836	628	2046	266
Butter	—	7264	—	3077	–	7264	—	3077
Traubenzucker	—	3277	—	1388	—	3277	—	1388
B. Gewebe und deren Zersetzungsproducte (bei 100° getrocknet).								
Rindsmuskel	5103	—	2161	—	4368	—	1848	—
Albumin	4998	—	2117	—	4263	—	1803	—
Rindsfett	9069	—	3841					
Hippursäure	5383	—	2280					
Harnsäure	2615	-	1108					
Harnstoff	2206	—	934					

Vergleicht man nicht, wie es hier geschehen ist, gleiche Gewichtseinheiten verbrennlicher Substanz in Bezug auf ihre Wärme- und Arbeitswerthe, sondern frägt man, wie viel Wärme verschiedene Körper erzeugen, während sie gleich viel O verbrauchen und gleich viel CO_2 entwickeln, so stehen die fetten Körper nicht mehr zu oberst in Bezug auf Wärmebildungsvermögen, sondern sie werden übertroffen durch die sauerstoffreicheren Zuckerarten und organischen Säuren, wie Ameisensäure, Essigsäure (Berthelot). Auch diess erklärt sich daraus, dass die Wärmeproduction bei der Verbrennung einer Substanz eine Function zweier veränderlicher Grössen ist, nämlich 1) des Reichthums an C und H, und 2) der Gruppirung der Atome in der Verbindung. Letzteres ergibt sich ausserdem theils aus den oben erwähnten Wärmeerscheinungen bei der einfachen Spaltung, der Aufnahme und Abgabe von Wasser theils daraus, dass die bei der Oxydation homologer Körper (z. B. der Alkohole) durch gleiche O-Mengen entwickelte Wärme mit dem Atomgewicht zunimmt. Die Beurtheilung der Wärmeproduction im Thierkörper wird durch das Ineinandergreifen dieser Verhältnisse zu einer äusserst verwickelten Aufgabe Dazu kommt aber noch schliesslich, dass auch der Gaswechsel nicht einmal ein genaues Maass für die stattfindenden Oxydationsvorgänge liefert. Denn ebenso wie Sauerstoff gebunden werden kann, ohne dass CO_2 entsteht (z. B. bei der Bildung von Aldehyd aus Alkokol), so kann umgekehrt CO_2 entbunden werden, ohne dass O fixirt wurde (z. B. bei der Zerlegung der Essigsäure und Ameisensäure bei der Gährung). Es können also auch die O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung im Thierkörper unter Umständen Theilerscheinungen ganz verschiedener chemischer Processe sein, die gar nicht mit einander zusammenhängen. Hieraus erhellt klar, dass, wenn wir, wie es oben geschehen ist, die Verbrennungswärme der Nahrungs- und Gewebsstoffe selber bestimmen und davon noch die Verbrennungswärme der stickstoffhaltigen Excrete in Abrechnung bringen, damit keineswegs ein Einblick in den wirklichen Verlauf der Wärmeerscheinungen geboten ist. Da aber nach der mechanischen Wärmetheorie ein gegebener Körper bis zu einer bestimmten Stufe der Verbrennung im Ganzen immer gleich viel Wärme entwickeln muss, auf welchem Wege und durch welche Zwischenstufen er auch jene Verbrennung erfahre, so erhellt ferner, wie trotzdem die Ermittelung der Verbrennungswärme der Nahrungs- und Gewebsstoffe für die Beurtheilung der Wärmeökonomie im Ganzen völlig zureichend ist. Wir vermögen bloss auf die Kenntniss der Verbrennungswärme der Nahrungsstoffe und der Excrete gestützt und ohne von den chemischen Processen im Thierkörper Notiz zu nehmen, anzugeben, wie viel lebendige Kraft der Körper in Gestalt von Wärme und Muskelarbeit verausgaben kann; die Zwischenstufen des hierbei stattfindenden Kräftewechsels würden wir aber nur übersehen können, wenn uns nicht nur der Chemismus des Stoffwechsels weit zugänglicher wäre als er es heute schon ist, sondern wenn wir auch ausserdem jeden einzelnen chemischen Vorgang innerhalb desselben nach seinen physikalischen Wirkungen verfolgen könnten. Wie unabsehbar diese Aufgabe ist, bedarf nicht der näheren Auseinandersetzung. Unsere heutige Kenntniss der Wärmeökonomie verhält sich zu ihr etwa wie die Kenntniss der Veränderungen des Körpergewichts zu einer vollständigen Bilanz aller Einnahmen und Ausgaben *).

*) Berthelot, journ. anat. et physiol. 1865. Frankland, proceedings of the royal institution, 1866.

Das Fieber ist eine Steigerung der Gesammteigenwärme durch vermehrte Wärmeproduction, deren Ursache fast noch völlig im Dunkeln liegt. Eine locale Wärmesteigerung findet sich auch an Entzündungsheerden sowie an Wunden (O. Weber), übrigens ist letztere zu gering, um die Steigerung der Gesammtwärme beim Entzündungs- und Wundfieber zu erklären. Da im Froststadium des Fiebers unzweifelhaft zugleich die Wärmeausstrahlung vermindert ist, indem sich die kleinen Hautarterien verengern, so nimmt Traube an, die erhöhte Temperatur beim Fieber sei überhaupt nur durch diese verminderte Ausstrahlung verursacht. Dagegen haben Liebermeister und Auerbach Berechnungen angestellt, die, wenn auch nur sehr approximativ, doch wohl den Schluss zulassen, dass selbst bei den günstigsten Annahmen für die Regulirung der strahlenden Wärme diese allein die Wärmesteigerung im Fieber nicht erklärt. Für die ganze Frage würde die noch fehlende Bestimmung der CO_2-Ausscheidung während des Fiebers von grossem Werth sein.

Als physiologische Ursachen einer vermehrten Wärmeproduction sind wahrscheinlich alle jene Momente zu betrachten, welche die Wärmeausgaben steigern. So fand Liebermeister, dass im kalten Bade die Wärme in der Achselhöhle in der Regel constant bleibt, was bei dem sehr vermehrten Wärmeverlust auf eine bedeutende Wärmeproduction hinweist. Willkürliche Vermehrung der Zahl und Tiefe der Athemzüge und dadurch der CO_2-Ausscheidung auf das 3 bis 4fache ihrer normalen Grösse vermehrt nach demselben Beobachter die Eigenwärme nicht: zum Theil mag dies von der gleichzeitig vermehrten Wärmeausgabe durch Lungenverdunstung herrühren; da aber der Wärmeverlust auf letzterem Wege nicht im Stande sein würde, die Verbrennung der 3 bis 4fachen Menge C zu decken, so folgt aus dieser Thatsache ausserdem, dass CO_2-Ausscheidung und CO_2-Production nicht unter allen Umständen gleichen Schritt halten, sondern dass die erstere zunehmen kann, ohne dass letztere in gleichem Masse vermehrt wird. Dagegen muss sehr wahrscheinlich das Sinken der Eigenwärme, welches man nach der doppelten Vagusdurchschneidung beobachtet, auf eine verminderte Wärmeproduction bezogen werden. Man findet die ähnliche Erscheinung bei allen dyspnoischen Zuständen, welche gleich der Vagusdurchschneidung nicht nur die Ausscheidung, sondern offenbar auch die Bildung der CO_2 vermindern*).

2) Wärmeausgaben. Die Wärmeausgaben des Körpers können wir, wenn wir nach den festgestellten Principien auch den sonstigen Verbrauch lebendiger Kräfte in äquivalente Wärmemengen übertragen, auf folgende zurückführen: 1) Wasserverdunstung durch Haut und Lungen, 2) Erwärmung der Athmungsluft, 3) Erwärmung der festen und flüssigen Excrete, 4) Erwärmung der aufgenommenen Nahrung, 5) Ausstrahlung von der Haut aus, 6) mechanische Arbeit.

Bis jetzt ist erst sehr unvollständig ermittelt, wie die Wärmeverluste sich auf diese einzelnen Posten vertheilen. Jedenfalls beträgt der

*) Liebermeister, Archiv f. Anat. u. Phys. 1860 u. 62, Prager Vierteljahrsschr. Bd. 85 u. 87, deutsches Arch. f. Med. Bd. 1. Ackermann, ebend. Bd. 2. Walther, Arch. f. path. Anat. Bd. 25, Arch. f. Anat. u. Phys. 1865. Vergl. a. oben §. 52 und med. Physik §. 285 u. 286.

Wärmeverlust durch Ausstrahlung der Haut bei weitem den grössten Theil der Gasammtwärme. Den Verbrauch durch Erwärmung der Nahrung und der Athmungsluft und durch Lungenverdunstung schätzt man auf 22,5 Proc. der erzeugten Wärme, wornach dem ruhenden Körper noch 77,5 Proc. für die Ausstrahlung und Verdunstung der Haut übrig bleiben. Vermehrte Muskelarbeit bedingt zwar einen Wärmeverlust, der aber durch vergrösserten Verbrauch und erhöhte Verbrennung mehr als compensirt wird, so dass der arbeitende Körper neben der mechanischen Leistung auch noch mehr Wärme erzeugt als der ruhende.

Die Wärmeregulirung zur Erhaltung der constanten Temperatur geschieht vorzugsweise durch Haut und Lungen. Wenn entweder die Wärmezufuhr oder die Wärmeproduction gesteigert wird, erweitern sich die Gefässe der Haut, die Schweissdrüsen beginnen zu secerniren, die Respirationsbewegungen beschleunigen sich, und so nehmen in der Regel durch vermehrte Ausstrahlung und Verdunstung an der Körperoberfläche, durch vermehrte Verdunstung innerhalb der Lunge und durch Vergrösserung der zu erwärmenden Luftvolumina die Wärmeverluste so lange zu, bis der frühere Gleichgewichtszustand sich herstellt.

Nach der von Helmholtz ausgeführten Schätzung vertheilen sich die Wärmeverluste in Procenten der erzeugten Wärme folgendermassen:

Strahlung und Verdunstung durch die Haut	Erwärmung der Ingesta	Erwärmung der Athmungsluft	Lungenverdunstung
77,5	2,6	5,2	14,7

Den auf die mechanische Arbeit allein kommenden Antheil des Verbrauchs schätzt Ludwig auf 7 Procent der aus der ganzen Nahrung erzeugbaren Wärmemenge.

Der Einfluss der Gefässerweiterung auf die Wärmeregulirung lässt sich am augenfälligsten nach der Sympathicusdurchschneidung nachweisen: während nämlich nach dieser Operation namentlich den Ohrgefässen mehr Blut zuströmt und daher eine beträchtliche Erwärmung der Haut hier eintritt, sinkt die Temperatur der Körperhöhlen um 1—2° (Jacobson und Landré). Auch die nach Vivenot in comprimirter Luft sich einstellende Erhöhung der Eigenwärme ist ebenso wie das nachherige Sinken derselben wahrscheinlich grossentheils auf die Blutvertheilung in den peripherischen Gefässen zurckzuführen: in der verdichteten Luft verengern sich die Gefässlumina, und nach dem Aufhören der Verdichtung erweitern sie sich, so dass dort verminderte, hier vermehrte Wärmeausstrahlung eintreten muss. Endlich ist die merkwürdige Temperatursteigerung, die zuweilen kurz vor dem Tode oder auch erst nach demselben eintritt, wahrscheinlich auf ähnliche Momente zurückzuführen. Im Momente des Todes verengern sich die Hautgefässe, die Respiration steht still, die wirksamsten Vorrichtungen der Wärmeregulirung hören demnach zu functioniren auf, während vielleicht die Wärmeproduction noch kurze Zeit fortdauert.

Ueber den Einfluss der Muskelarbeit auf die Gesammtmenge der wirklich erzeugten Wärme liegen bis jetzt nur Untersuchungen von Hirn vor. Dieser liess verschiedene Menschen in einem Calorimeter bald ruhig verweilen bald verschieden grosse Arbeit verrichten und bestimmte neben der erzeugten Wärme-

menge zugleich die Menge des verbrauchten Sauerstoffs. Dabei stieg mit der geleisteten Arbeit die durch Ausstrahlung gelieferte und mittelst des Calorimeters bestimmte absolute Wärmemenge; es wuchs aber zugleich in viel höherem Grade die Menge des absorbirten Sauerstoffgases, so dass die relative, d. h. im Vergleich zur Intensität des Verbrennungsprocesses gelieferte Wärmemenge abnahm. Wird die Grösse dieser Abnahme in die ihr äquivalente mechanische Arbeit übersetzt, so muss sich hierbei die nämliche Zahl ergeben, die als geleistete Arbeit direct beobachtet wurde. Diese Uebereinstimmung ist jedoch in Hirn's Versuchen eine sehr unvollkommene, die beobachteten Wärmeverluste sind nämlich noch grösser als die aus dem thermischen Aequivalent der Arbeit berechneten, was vielleicht von der während der Arbeit gesteigerten Verdunstung herrührt. Ausserdem gewährt theils die Methode nicht die erforderliche Sicherheit, theils ist die Voraussetzung, auf welcher die Versuche beruhen, dass nämlich der Sauerstoff immer während der Arbeit wie während der Ruhe zur Verbrennung relativ gleicher Körperbestandtheile verwendet werde, offenbar unrichtig. Immerhin lassen die Resultate keinen Zweifel daran, dass die im Verhältniss zum Stoffverbrauch erzeugte Wärmemenge während der Arbeit abnimmt*).

*) Helmholtz, Art. thierische Wärme in Berliner med. Encyklopädie. Jacobson u. Landré, Nederl. arch. II. v. Vivenot, Wiener med. Jahrb. Bd. 11. Hirn, recherches sur l'équivalent méchanique de la chaleur, Paris 1858 Ueber die prä- und postmortale Wärmesteigerung s. Erb, deutsches Archiv, 1 u. Eulenburg, med. Centralbl. 1866.

Zweiter Abschnitt.

Physiologie der Beziehungsverrichtungen.

§. 154. Uebersicht des Gegenstandes.

Die Beziehungsverrichtungen bestehen aus einer grossen Zahl zum Theil sehr verwickelter und auf's innigste mit einander zusammenhängender Vorgänge. So ist die Empfindung zunächst eine Veränderung im Sinnesorgan, auf welche sodann Processe in den Sinnesnerven und im Gehirn folgen, bei den Muskelbewegungen treten physikalische und chemische Veränderungen am Muskelgewebe auf, welche mit Vorgängen in den Bewegungsnerven und Centralorganen in Beziehung stehen; ja die complicirten Functionen der Sinnesempfindung und der Muskelbewegung hängen selbst wieder vielfach mit einander zusammen, indem theils die Muskelbewegungen auf die Sinnesempfindungen von Einfluss sind, theils Sinnesempfindungen durch Uebertragung der Vorgänge in den Sinnesnerven auf die Bewegungsnerven Muskelbewegungen veranlassen, endlich sind die selbstständigen Leistungen der Centralorgane in hohem Grade durch die Leistungen jener peripherischen Anfangsorgane bestimmt und wirken selbst wieder auf dieselben bestimmend. Unter diesen Umständen erscheint es gefordert, zunächst die Functionen der Gewebselemente, welche als die wesentlichen Träger aller Beziehungsverrichtungen anzusehen sind, der Nervenelemente und der Muskelfasern, gesondert darzustellen und hieran erst die Betrachtung jener Verrichtungen anzuschliessen, welche aus dem Zusammenwirken der elementaren Functionen unter einander und aus ihrem Zusammentreffen mit anderweitigen Bedingungen hervorgehen. Wir handeln daher:

1) von den Functionen der Nervenelemente und Muskelfasern,
2) von den Sinnesempfindungen,
3) von den Muskelbewegungen,
4) von den Functionen der Centralorgane.

I. Die Functionen der Nervenelemente und Muskelfasern.

§. 155. Uebersicht und Eintheilung.

Die Ausübung und die Unterbrechung der Functionen sind im Bereich der animalen Verichtungen von einander weit deutlicher für unsere Beobachtung geschieden als in irgend einem andern Gebiete. Wir unterscheiden daher Thätigkeit und Ruhe als die zwei entgegengesetzten Zustände, auf deren mehr oder minder regelmässigem Wechsel die Leistungen der Nerven und Muskeln sowie der mit ihnen verbundenen centralen und peripherischen Organe beruhen. Im Folgenden erörtern wir zuerst die Eigenschaften der Nervenelemente und Muskelfasern während des Ruhezustandes als die Vorbedingungen ihrer Leistungen; hier untersuchen wir 1) die Form- und Mischungsbestandtheile und 2) die physikalischen Eigenschaften des Nerven- und Muskelgewebes. Sodann betrachten wir die Vorgänge an den Nerven und Muskeln bei ihrer Thätigkeit; hier fassen wir 1) die äusseren Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit in's Auge und wenden uns dann 2) zur Zergliederung der inneren physikalischen und chemischen Vorgänge, welche jene Erscheinungen bedingen.

1. Die Eigenschaften der Nervenelemente und Muskelfasern im Ruhezustand.

A. Form- und Mischungsbestandtheile des Nerven- und Muskelgewebes.

§. 156. Formelemente des Nervengewebes.

Die Elemente des Nervengewebes sind die Nervenzellen und die Nervenfasern (§. 18).

Die Nervenzellen oder Ganglienzellen, die wesentlichsten Bestandtheile der Centralorgane und der Ganglien, sind kernhaltige Zellen von sehr verschiedener Grösse (Fig. 58), die ein zähes Protoplasma mit zahlreichen Körnchen führen und in der Regel der besonderen Membran entbehren. Aus den meisten Nervenzellen sieht man Fortsätze entspringen, welche wahrscheinlich alle in Nervenfasern übergehen. Man unterscheidet daher unipolare, bipolare und multipolare Nervenzellen: Zellen ohne Fortsätze findet man namentlich in den Ganglien des Sympathicus; da man sich von der functionellen Bedeut-

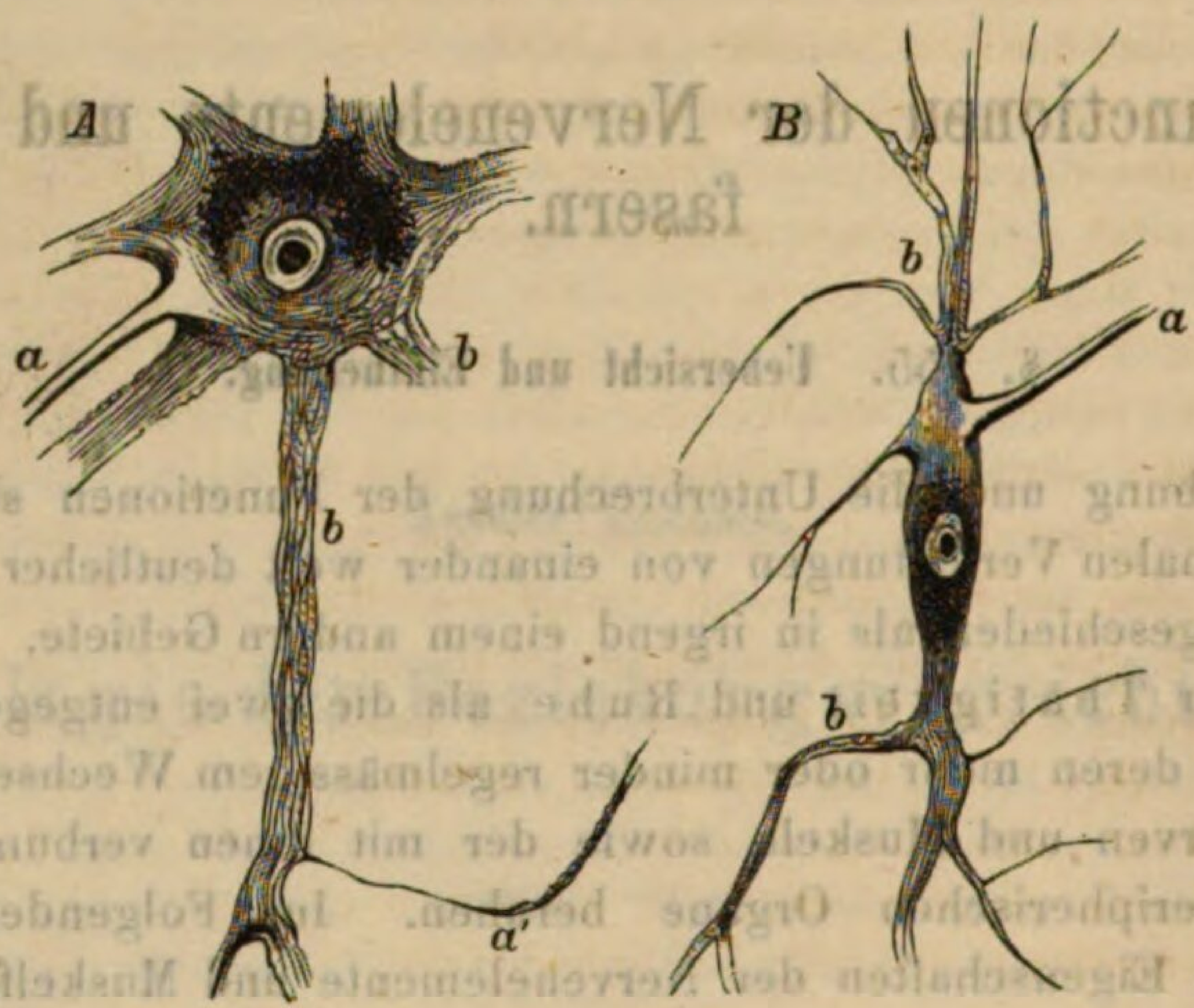


Fig. 58.

ung solcher **apolarer** Zellen schwer eine Vorstellung machen kann, so ist man geneigt anzunehmen, dieselben seien Artefacte, durch Abreissen der sehr zarten Fortsätze entstanden. Häufig sind ferner die Ganglienzellen des Sympathicus von einer ziemlich dicken, mit Kernen besetzten Scheide umgeben (a Fig. 59), welche sich in die Nervenscheide fortsetzt. Jede mehrstrahlige Nervenzelle hat **einen** alsbald in eine markhaltige Nervenfaser übergehenden Fortsatz, den **Axenfaden** (Fig. 58 a), und eine grössere Zahl zarterer Fortsätze, **Protoplasmafortsätze** (b), die sich mehrfach theilen, und von denen man einzelne gleichfalls in Axenfäden übergehen sieht, welche sich jedoch von dem vorhin genannten grösseren Axenfaden durch ihre geringeren Durchmesser unterscheiden (a'). Dieses von **Deiters** zunächst für das Rückenmark nachgewiesene Structurschema der Nervenzellen scheint auch für das Gehirn zu gelten, so dass wir die Nervenzellen der Centralorgane im Allgemeinen als Apparate zu betrachten haben, in welchen zwei Systeme von Nervenfasern entspringen oder mit einander in Verbindung gesetzt sind.

Dem nämlichen Princip entspricht im Ganzen die von **Beale** und **J. Arnold** beschriebene Structur der Ganglienzellen des Sympathicus (Fig. 59). Letztere entsenden nämlich einen breiteren Fortsatz b, der nach **Arnold** aus dem Kernkörperchen, nach **Courvoisier** aus dem Kern seinen Ursprung nimmt, und ausserdem einen schmalen c, welcher um den ersteren spiralig gewunden ist und durch das Zusammenfliessen mehrerer kleinerer Fortsätze zu entstehen scheint. Nach **Arnold** entspringt diese Spiralfaser aus einem feinen Fasernetz, welches die Zelle umspinnt und mit dem Nucleolus zusammenhängt. Aus demselben Fasernetz sollen nach **Courvoisier** Commissurenfäden hervorgehen, welche verschiedene Zellen mit einander in Verbindung setzen. Von andern Beobachtern, wie **Kölliker**, **W. Krause**, werden diese Befunde noch theilweise, namentlich so weit sie die Spiralfaser und ihren Ursprung betreffen, angezweifelt. Im Allgemeinen ge-

winnt jedoch die Anschauung Raum, dass der Ganglienzelle eine complicirtere Structur zukommt. So hat Fromann bemerkt, dass der Inhalt der Nervenzellen häufig eine feingestreifte, anscheinend faserige Beschaffenheit zeigt. Einen sehr zusammengesetzten Bau schreibt Stilling den Nervenzellen zu: Membran und Inhalt sollen nach ihm aus einem System feiner Röhrchen bestehen, welche zum Theil auch benachbarte Zellen mit einander verbinden. Ein endgültiges Urtheil über diese Beobachtungen, deren Deutung von den meisten Histologen angezweifelt wird, lässt sich bis jetzt um so weniger geben, als die Veränderungen, welche die Behandlung der Präparate mit zum Theil sehr eingreifenden Reagentien hervorruft, schwer sich ermessen lassen.



Fig. 59.

Die feinkörnige Grundsubstanz, in welcher die Nervenzellen eingebettet liegen, ist von Bidder und Kupffer für ein weiches Bindegewebe erklärt worden. Nach diesen Beobachtern geht die Bindesubstanz in das ganze centrale Nervensystem als stützendes Gewebe wesentlich ein, und sind namentlich die kleinsten so genannten Nervenzellen bloss als Bindegewebszellen zu betrachten. Dagegen hat R. Wagner wieder die frühere Ansicht vertheidigt, wornach jene feinkörnige Grundsubstanz wesentlich nervöser Natur sei. Zur Würdigung dieser Streitfrage mag man bedenken, dass die ganze Substanz der Centralorgane morphologisch und genetisch überhaupt mit der Bindesubstanz übereinstimmt. Die Nervenzellen mit ihren Ausläufern entsprechen den Bindegewebszellen, und hier wie dort findet sich eine Intercellularsubstanz. Dass aber die letztere nach der Beschaffenheit der Zellen sich richten, also da wo diese zu Nervenzellen auswachsen eine andere sein werde als wo sie gewöhnliche Saftzellen des Bindegewebes sind, ist zu erwarten. Wenn jedoch, wie es allerdings den Anschein hat, viele der Zellen im Centralorgan auf der Stufe solcher Saftzellen bleiben, dann wird auch in der Umgebung dieser die Intercellularsubstanz dem eigentlichen Bindegewebe verwandter sein.

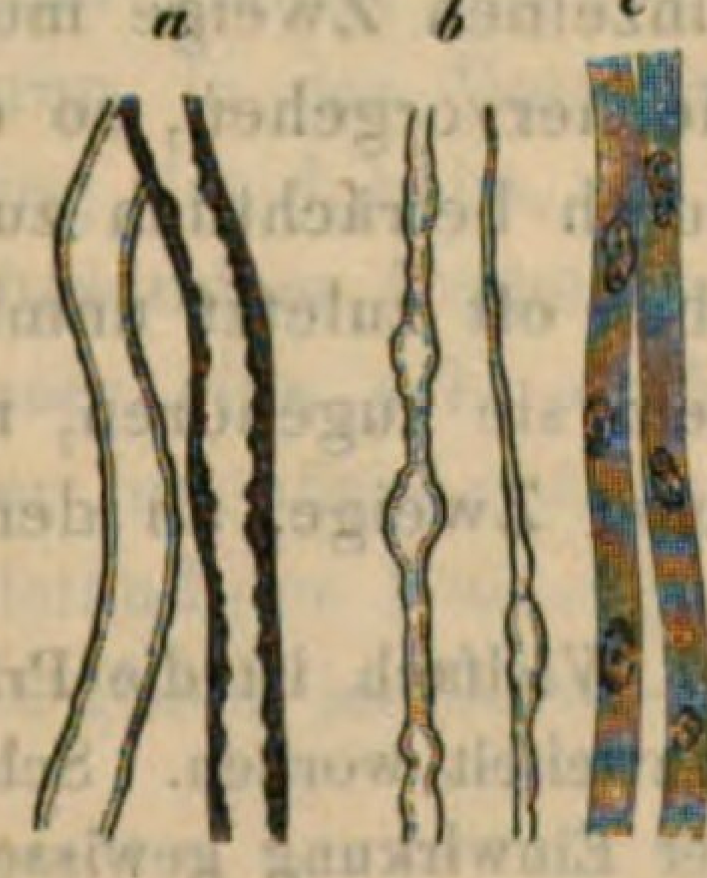


Fig. 60.

Die Nervenfasern, welche theils den Hauptbestandtheil der Nervenstämme und ihrer Verzweigungen bilden, theils mit den Nervenzellen in die Zusammensetzung der Centralorgane und Ganglien eingehen, zeigen in den peripherischen Nerven eine sehr übereinstimmende Beschaffenheit (Fig. 60a): im frischen, unveränderten Zustand ist der Inhalt derselben eine homogene, das Licht ziemlich stark brechende Masse, die in einer glashellen Haut, der Primitivscheide, eingeschlossen liegt. Sehr bald aber trennt sich der Inhalt, indem die so genannte Gerinnung des Markes eintritt, in das dunklere unmittelbar unter der Primitivscheide in mehr oder weniger wulstigen Massen liegende Mark

oder die Markscheide und in den helleren im Centrum der Faser verlaufenden Axencylinder. Wahrscheinlich beruht diese Erscheinung darauf, dass sowohl die das Mark zusammensetzenden Fette und fettähnlichen Substanzen wie der Axencylinder, letzterer vielleicht durch die Gerinnung eines in ihm enthaltenen Eiweisskörpers, einen festeren Aggregatzustand annehmen. In den Centralorganen verändern die Nervenfasern allmälig ihre Beschaffenheit: sie sind hier äusserst zart, und werden wegen dieser Zartheit und der Weichheit des umgebenden Parenchyms in Präparaten leicht varicös (Fig 60 b). Vielen Centralfasern fehlt das Mark, ausserdem fehlt ihnen, wie es scheint, durchgängig die Primitivscheide.

Ausser den gewöhnlichen markhaltigen Nervenfasern findet sich im Gebiet des sympathischen Nervensystems noch eine eigenthümliche Gattung sehr dünner Fasern, die einen gleichmässigen, graulich gefärbten Inhalt und eine verhältnissmässig dicke mit Kernen besetzte Scheide besitzen (Fig. 60 c). Man bezeichnet diese Fasern als gangliöse, organische Nervenfasern, nach ihrem Entdecker auch als Remak'sche Fasern. Der Beweis für ihre nervöse Natur ist noch nicht in allen Fällen erbracht, in vielen aber ist dieselbe unzweifelhaft, da im System des Sympathicus diese Fasern oft fast allein ganze Nerven zusammensetzen.

Auf ihrem Verlauf in den Stämmen und grösseren Zweigen sind die Nervenfasern von dem Neurilemma, einer festen bindegewebigen Hülle, welche den ganzen Nerven einhüllt und zwischen die einzelnen Faserbündel desselben sich fortsetzt, umgeben. In diesen durch das Neurilemma zusammengehaltenen Bündeln verlaufen die einzelnen Nervenfasern ungetheilt. Nahe dem peripherischen Ende des Nerven dagegen, wo die Fasern der Bündel sich aufgelöst haben, meistens aber einzeln noch vom Neurilemma überkleidet sind, finden sich zahlreiche Verzweigungen der primitiven Nervenfasern. Solche Verzweigungen, die oft an einer und derselben Faser mehrfach nach einander sich wiederholen, existiren namentlich in der Haut und in den Muskeln. Dabei sind die einzelnen Zweige meist ebenso dick wie das Stämmchen, aus welchem sie hervorgehen, so dass der Gesammtquerschnitt der Nervenmasse hierdurch beträchtlich zunimmt. Die so entstandenen Zweige zerfallen dann aber oft zuletzt unmittelbar beim Uebertritt in das peripherische Organ, dem sie zugehören, noch einmal in eine grosse Zahl äusserst feiner markloser Zweige, an deren Scheiden man nicht selten Kerne wahrnimmt.

Vielfach ist die Präexistenz des Axencylinders in der lebenden Nervenfaser bezweifelt worden. Schon das scharfe Bild, welches die Axenfaser immer nach der Einwirkung gewisser Reagentien (z. B. Chloroform, Alkohol) auf den Nerven, zuweilen aber selbst nach der gewöhnlichen Markgerinnung darbietet, scheint uns zu Gunsten einer Präexistenz dieses Gebildes zu sprechen. Erwägt man aber vollends, dass schon im frischen Zustand sich der axiale Theil des Nerven durch eine stärkere Doppelbrechung auszeichnet, und dass an den feinsten Nervenfasern

häufig Stellen getroffen werden, wo das Mark aufhört und der Axencylinder allein sich fortsetzt, so erscheint die Ansicht, die Axenfaser sei ein postmortales Gerinnungsproduct um so weniger haltbar, als diejenigen Momente, welche für dieselbe zu sprechen scheinen, wie die Markgerinnung und die Consistenzänderungen der Nerven nach dem Tode, auch unter der Voraussetzung der Präexistenz des Axencylinders sich erklären lassen, wie wir dies oben angedeutet haben. Zuweilen besitzt der Axencylinder eine fein gestreifte Beschaffenheit. Ferner hat Stilling bemerkt, dass derselbe an Chromsäurepräparaten in drei verschieden gefärbte Schichten zerfällt; an den dicken Axencylindern aus dem Rückenmark der Fische hat Mauthner zwei durch verschiedene Färbung in Carmin ausgezeichnete Schichten unterschieden. Endlich hat Klebs beobachtet, dass in frischem Nervenmark Theilchen fliessen, welche eine von den übrigen Massen verschiedene doppelbrechende Kraft besitzen. Alles dies deutet darauf hin, dass auch der Nervenfaser wahrscheinlich eine feinere Elementarstructur zukommt*).

§. 157. Formelemente des Muskelgewebes.

Das Muskelgewebe kommt in zwei verschiedenen Formen vor, als Gewebe der glatten und der quergestreiften Muskeln (§. 18). (Fig. 61 A eine glatte Muskelfaserzelle, B Bruchstück einer quergestreiften Muskelfaser.) Beide Gewebe bestehen aus spindelförmigen Zellen, die aber im quergestreiften Muskel eine grössere Breite und Länge erreichen, indem hier häufig eine Zelle die Länge eines ganzen Muskels hat; in den längeren Muskeln dagegen hören nicht selten die einzelnen Fasern, ähnlich wie die muskulösen Faserzellen, in der Continuität des Muskels auf, indem die spindelförmigen Enden derselben unmittelbar an einander stossen. Die quergestreiften wie die glatten Fasern besitzen fast niemals Verzweigungen. Nur in einzelnen Organen (im Herzen, in der Lunge) sind verzweigte Muskelfasern anzutreffen.

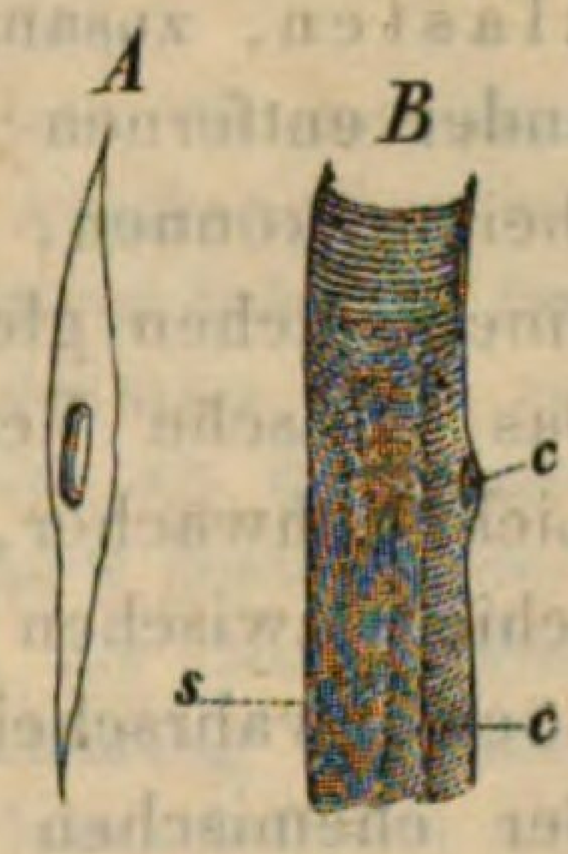


Fig. 61.

Die Hauptunterschiede der quergestreiften von der glatten Faser bestehen in der Ausscheidung einer verdickten Membran, in der Vermehrung des Kerns und in der eigenthümlichen Sonderung des Inhalts.

Während an den glatten Muskelzellen eine besondere Umhüllung nicht nachweisbar ist, besitzt die quergestreifte Faser eine sehr starke elastische Membran, das Sarkolemma (s); an der Innenfläche derselben befindet sich eine grosse Menge meist wechselständiger Kerne (c). Die Elementarstructur des Inhalts der quergestreiften Faser ist schwierig

*) Stilling, über den feineren Bau der Nervenprimitivfaser und Nervenzelle, Frankfurt 1856. Deiters, Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark, Braunschweig 1865. Beale, philos. transact. 1863. J. Arnold, Virchow's Archiv Bd. 28 u. 32. Klebs, ebend. Bd. 31.

zu erforschen. Die optische Untersuchung lehrt uns, dass der Faserinhalt aus zwei sich optisch wesentlich verschieden verhaltenden Theilchen besteht, die der Länge nach an einander gereiht sind, aus den das Licht stärker brechenden und daher bei durchfallendem Licht dunkel erscheinenden primitiven Fleischtheilchen und aus einer das Licht weit schwächer brechenden Zwischen- oder Grundsubstanz. Die primitiven Fleischtheilchen sind zugleich durch ihre Eigenschaft der Doppelbrechung zu unterscheiden: jedes Fleischtheilchen verhält sich wie ein positiv einaxiger Körper, dessen optische Axe der Längsaxe des Muskels parallel ist. Man darf annehmen, dass diese doppelbrechenden Körperchen von der einfach brechenden Grundsubstanz allseitig umgeben sind, so jedoch, dass diese Grundsubstanz hauptsächlich die Theilchen in der Richtung der Muskelaxe an einander kittet, während auf dem Querschnitt nur sehr kleine Lücken zwischen den Fleischtheilchen bleiben, die von der Grundsubstanz ausgefüllt werden. Die Beobachtung zeigt ferner, dass die doppelbrechenden Fleischtheilchen im Vergleich zu der einfachbrechenden Grundsubstanz eine sehr verschiedene Grösse besitzen. Brücke denkt sich, um diese Erscheinung zu erklären, jedes Fleischtheilchen aus einer Menge kleinerer doppelbrechender Theilchen, Disdiaklasten, zusammengesetzt, die sich mehr oder weniger weit von einander entfernen oder auch sich gleichmässig in der Grundsubstanz vertheilen können, wo dann die Querstreifung völlig verschwindet; aus einer solchen gleichmässigen Vertheilung in der Grundsubstanz leitet er das optische Verhalten der glatten Muskelfasern ab, deren Inhalt das Licht schwächer, aber ebenfalls doppelt bricht. Dem optischen Unterschied zwischen den Disdiaklasten und der Grundsubstanz entspricht höchst wahrscheinlich auch ein Unterschied im Aggregatzustand und in der chemischen Beschaffenheit. Die Grundsubstanz oder das Muskelplasma erscheint als ein zähflüssiges Bindemittel, welches leicht noch weiteres Wasser aufnimmt, die Disdiaklasten scheinen dagegen dem festen Zustand näher zu stehen und wenig quellungsfähig zu sein.

Der Zusammenhang der Muskelemente mit den Nervenfasern ist bis jetzt nur an den quergestreiften Muskeln näher erforscht worden. In diesen spalten sich die Nervenfasern mehrfach, zugleich werden sie marklos, und an den Primitivscheiden werden Kerne sichtbar. Endlich sieht man feinste Nervenfasern (n Fig. 62) an ein Primitivbündel herantreten und in einer dem Bündel unmittelbar aufsitzenden Platte d, die eine feinkörnige Beschaffenheit und einen oder mehrere Kerne (c) in ihrem Innern besitzt, endigen. Diese von Krause zuerst beschrie-

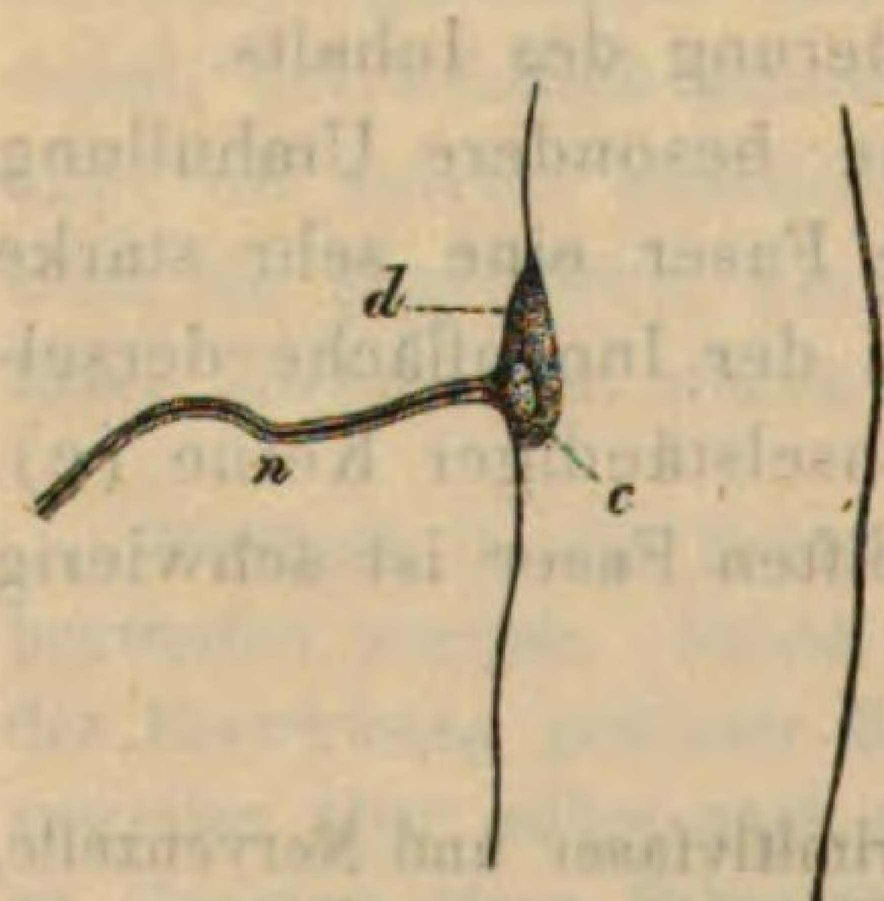


Fig. 62.

benen Endplatten liegen nach Engelmann's Darstellung innerhalb des Sarkolemmas.

Ueber die Bedeutung der Kerne der Muskelfasern oder, wie man sie auch nennt, der Muskelkörperchen ist viel gestritten worden. Da, wie Remak nachgewiesen, die Muskelröhren aus Zellen sich entwickeln, deren Kerne sich hierbei vermehren, so liegt es auch offenbar am nächsten, die Muskelkörperchen als solche Kerne anzusehen. Anderseits hat jedoch M. Schultze darauf aufmerksam gemacht, dass um diese Kerne, in denen man öfter einen oder mehrere Kernkörperchen bemerkt, meist eine Zone verdichteter Grundsubstanz sich ansammelt, so dass das Muskelkörperchen das Ansehen einer Zelle mit Kern und Inhalt bekommt, der aber die Membran fehlt. Man kann diese Erscheinung so deuten, dass man die Muskelkörperchen wirklich als Zellen auffasst, die sich als Tochterzellen innerhalb der Muskelröhre, welche die Mutterzelle darstellt, gebildet haben. Ausser diesen wesentlichen Bestandtheilen geht noch Bindegewebe in die Zusammensetzung der Muskeln ein. Alle Primitivbündel gehen an ihren Enden continuirlich in Bindegewebsbündel über, die, indem sie sich verjüngen und an einander legen, die Sehnenfasern bilden. Sodann werden die Muskelröhren gruppenweise von einem stützenden Bindegewebe zusammengehalten, das ausserdem noch den ganzen Muskel überzieht. Dieses zusammenhaltende Bindegewebe, das Perimysium, hat für den Muskel die gleiche Bedeutung wie das Neurilemma für den Nerven, es ist nur von weit lockerer und weicherer Beschaffenheit als dieses; dem Sarkolemma dagegen correspondirt die Nervenprimitivscheide.

Ueber die Elementarstructur des Muskelröhreninhalts sind jetzt die Ansichten insoweit wenigstens ziemlich geeinigt, dass man die früheren Anschauungen von einer Zusammensetzung aus primitiven Fibrillen oder aus primitiven Scheiben fast verlassen findet. Einer richtigeren Anschauung hat zuerst Bowman Bahn gebrochen, indem er primitive Fleischtheilchen (sarcous elements) als die letzten Elemente des Muskels betrachtete, welche zu Scheiben an einander gekittet seien, die Querstreifen sah er als die Begrenzungen dieser Scheiben, die Längsstreifen als die Begrenzungen der einzelnen Elemente an Diese Anschauung war aber noch insofern verfehlt, als sie Theile der Grundsubstanz für Fleischtheilchen und die stark das Licht brechenden Fleischtheilchen selbst nur für Grenzlinien nahm. Das Irrige dieser Ansicht ergibt sich schon, wenn man frische, unveränderte Muskelröhren bei richtiger Focaleinstellung des Mikroskops untersucht. Man findet dann, dass die Muskelröhre erfüllt ist von dunkeln Körperchen, die der Quere und Länge nach sehr regelmässig aufgereiht und in beiden Richtungen durch ein helleres Bindemittel verklebt sind, von welchem Bindemittel gewöhnlich in der Längsrichtung der Faser mehr sich zwischen den dunkeln Körperchen befindet als in der Querrichtung, in welcher jene oft fast unmittelbar zusammenstossen. Die dunkeln Körperchen sind nun, wie Brücke nachgewiesen hat, die Gruppen der Disdiaklasten. Stellt man das Mikroskop nicht vollkommen richtig ein, so kann leicht der Anschein entstehen, als wenn die Fleischtheilchen unmittelbar entweder in der Querrichtung oder in der Längsrichtung oder in beiden Richtungen zusammenhingen. Ist das erstere der Fall, so erscheint die Grundsubstanz aus Scheiben zusammengesetzt, ist das zweite der Fall, so erscheint sie in Fibrillen zerspalten, im dritten Fall endlich bekommt man eine Combination beider Bilder. Immer werden dabei die Fleischtheilchen für blosse Begrenzungslinien angesehen. Die Primitivbündel der Wirbelthiermuskeln zerfallen durch blosse Quellung in Scheiben, während zur Fibrillenbildung in der Regel Schrumpfung oder Maceration

erforderlich ist; die gewöhnliche Behauptung, das Primitivbündel zerfalle leichter in Fibrillen als in Scheiben, ist sonach unrichtig, da die allerdings gewöhnlich angewandten Macerationsmethoden an sich viel eingreifender sind als die Quellung. Die Arthropodenmuskel zerspalten sich dagegen nur in Fibrillen; hier sind also die primitiven Fleischtheilchen offenbar in der Längsrichtung fester verkittet, ohne dass aber desshalb der Muskel aus Fibrillen bestände, da, wie Weismann gezeigt hat, auch die Fibrillen des Arthropodenmuskels von einem Sarkolemma umhüllt sind. Häckel hat aus der Zerspaltbarkeit des Primitivbündel durch verschiedene Reagentien den Schluss gezogen, das Längs- und Querbindemittel seien von einander verschieden. Da durch Behandeln mit Salzsäure vorzüglich Scheiben, durch Wasser und Alkohol aber Fibrillen entstehen, so schliesst Häckel, das Längsbindemittel sei eine in Salzsäure leicht lösliche, in Alkohol und Wasser unlösliche oder schwerlösliche Substanz, das Querbindemittel sei umgekehrt in verdünnter Säure unlöslich, in Wasser und Alkohol aber löslich *).

Ueber die Endigung der Nerven in den Muskeln ist noch keine genügende Uebereinstimmung der Beobachter erzielt worden. Von Beale, Kölliker, Krause u. A. wird die Endigung ausserhalb des Sarkolemmas vertheidigt. Nach Beale bilden die Nervenenden auf der Oberfläche des Sarkolemmas ein äusserst feines Netzwerk, in dessen Knotenpunkten sich Bindegewebskörperchen befinden. Höchst wahrscheinlich ist das von Beale beschriebene Nervennetz nichts anderes als ein Bindegewebsnetz. Nach Kölliker verästeln sich die Nerven auf der Oberfläche des Sarkolemmas mit blassen, oft varicösen Endfasern; eigentliche Endorgane werden von ihm geleugnet. Eine Endigung der Nerven innerhalb des Sarkolemmas wird dagegen von Kühne, Margo, Engelmann u. A. behauptet. Nach Kühne durchbrechen die Nerven das Sarkolemma und stehen im Muskelinnern mit längs verlaufenden Körnerzügen in Verbindung. In andern Fällen soll der Axencylinder in das Innere des Muskels eindringen, hier auf der Innenseite des Sarkolemmas sich verzweigen und in mehrere Anschwellungen (Endknospen) ausgehen. Schon die grosse Verschiedenheit dieser Befunde macht ihre Deutung zweifelhaft. Margo beschreibt ein Endfasernetz innerhalb des Sarkolemmas, welches demjenigen Beale's ausserhalb des Sarkolemmas sehr ähnlich sieht. Der Axencylinder soll im Innern des Primitivbündels in feine Fasern übergehen, die mit einander und mit den Muskelkernen anastomosiren. Da, wie man aus dieser Uebersicht sieht, alle Angaben über die tiefer ins Muskelinnere dringenden Nervenfortsätze noch äusserst widersprechend sind, so erscheint es wohl gerechtfertigt, anzunehmen, dass die von Krause und Engelmann beschriebenen, ziemlich leicht nachzuweisenden Endplatten die letzten vorerst bekannten Endorgane des Nerven im Muskel sind **).

*) Bowman, philosophic transactions, 1840 and 41. Brücke, Denkschriften der Wiener Akademie, 1858. Schultze, Archiv f. Anatomie u. Physiologie, 1861. Häckel, ebend. 1857. Weismann, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 10.

**) Kölliker, Würzburger naturw. Zeitschr., Bd. 3. Krause, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 18, 20 u. 21. Kühne, Archiv f. patholog. Anatomie, Bd. 17 u. 18. Engelmann, Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Nerv und Muskelfaser, Leipzig 1863, Jen. Zeitschr. 1864.

§. 158. Chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz.

Die chemische Zusammensetzung der Nervenelemente konnte bis jetzt nur höchst unvollständig erforscht werden. Zur Beantwortung der physiologisch wichtigsten Frage, aus welchen Stoffen die einzelnen morphologisch unterscheidbaren Bestandtheile der Nervenzelle und Nervenfaser zusammengesetzt sind, sehen wir uns lediglich auf die unvollkommenen Hülfsmittel der mikrochemischen Untersuchung angewiesen. Diese hat sich darauf beschränken müssen nachzuweisen, dass der Axencylinder die allgemeinen Reactionen der Eiweisskörper zeigt, dass das Mark reich an Fetten oder fettähnlichen Körpern ist (wahrscheinlich ist das Protagon sein Hauptbestandtheil), dass die Primitivscheide aus elastischer Substanz besteht, und dass endlich der Inhalt der Nervenzelle, wie es scheint, wieder eine besondere Mischung von fetten und eiweissähnlichen Stoffen darstellt. Unsere Kenntniss des Chemismus der Nervensubstanz stützt sich aber nicht auf diese dürftigen Notizen der Mikrochemie sondern auf die Untersuchung grösserer Complexe von Nervenelementen, namentlich der Centralorgane, und wir sind daher hauptsächlich genöthigt, erst aus den Resultaten dieser Untersuchung auch über die Zusammensetzung der einzelnen Gewebsbestandtheile Vermuthungen zu schöpfen.

Unter den in der Hirnmasse enthaltenen Eiweisskörpern überwiegt nach Hoppe-Seyler das Kalialbuminat (Caseïn). Unter den übrigen Substanzen scheinen Protagon und Cholesterin in grösster Menge vorhanden zu sein; von letzterem bleibt noch dahingestellt, ob es einen primären Bestandtheil der Nervenmasse bildet, oder ob es, wie eine grössere Zahl früher als Hirnbestandtheile beschriebener Körper, ein Zersetzungsproduct aus dem Protagon ist. Als solche Zersetzungsproducte sind namentlich das Neurin, die Glycerinphosphorsäure und wohl der grösste Theil der aus dem Gehirn dargestellten Fettsäuren zu nennen. Endlich sind die gewöhnlichen Zersetzungsproducte thierischer Gewebe, Leucin, Kreatin, Xanthin, Harnsäure, Milchsäure, Zucker u. s. w., auch aus der Nervenmasse dargestellt worden. Wasser enthält die letztere sehr bedeutende Mengen, in der Asche finden sich hauptsächlich saure phosphorsaure Salze neben freier Phosphorsäure. Unter allen hier genannten Stoffen ist neben den Eiweisskörpern, die ohne Zweifel vorzugsweise dem Axencylinder angehören, das Protagon wohl der physiologisch wichtigste. Vermuthlich ist dasselbe der Hauptbestandtheil der Marksubstanz, in der es vielfach die so genannten Myelinformen bildet. Anderseits scheint es aber auch auf diese Masse beschränkt zu sein und weder im Axencylinder noch im Inhalt der Nervenzelle und in der grauen Intercellularsubstanz der Centralorgane vorzukommen.

Der Name Myelin wurde von Virchow der Substanz des Nervenmarkes beigelegt. Dieselbe Substanz fand V. in vielen normalen und pathologischen Ge-

weben und Flüssigkeiten (Milz, Eidotter, Galle u. s. w.). Es ist zu vermuthen, dass überall das Protagon den Myelinformen zu Grunde liegt, so dass wir in diesem Körper vielleicht einen der verbreitetsten Bestandtheile des Thierleibes zu sehen haben. Mehrere früher aus dem Gehirn dargestellte Substanzen, wie das Cerebrin W. Müller's und die Cerebrinsäure Frémy's sind höchst wahrscheinlich nur Gemenge des Protagons mit seinen Zersetzungsproducten*).

§. 159. Chemische Zusammensetzung der Muskelsubstanz.

Den ganzen Inhalt des aus elastischer Substanz bestehenden Sarkolemmaschlauchs können wir in die aus den Disdiaklasten bestehenden Fleischelemente und in die flüssige Grundsubstanz, in welcher die letzteren suspendirt sind, oder das Muskelplasma trennen. Die Substanz der Disdiaklasten ist bis jetzt nicht für sich untersucht; doch scheint es kaum zweifelhaft, dass dieselbe hauptsächlich aus einem festen Eiweisskörper gebildet ist, denn die meisten Einwirkungen, welche Eiweisskörper verändern (Säuren, Alkalien, Kochhitze) heben die doppelbrechenden Eigenschaften des Muskels auf, nur in Alkohol bleiben dieselben nach Brücke unverändert. Ferner wird beim Ausziehen der möglichst von ihrem Plasma befreiten Muskeln mit Salzsäure Syntonin erhalten. Das Muskelplasma wird durch Auspressen blutleerer Muskeln in der Kälte dargestellt. Es ist eine alkalisch reagirende, schwach gelblich gefärbte Flüssigkeit, in der mehrere deutlich unterschiedene Eiweisskörper enthalten sind: der eine derselben scheidet schon bei 0° allmälig, bei etwas höherer Temperatur oder bei Vermischung mit kaltem Wasser sehr rasch sich aus und bildet das Myosin. Das geronnene Myosin kann in Kochsalz und in verdünnter Salzsäure gelöst werden: in letzterer Lösung verliert es aber seine Löslickeit in Salzen und geht so in Syntonin über (§. 9). Die nach Abscheidung des Myosins aus dem Plasma zurückbleibende Flüssigkeit ist das Muskelserum. Dasselbe enthält Kalialbuminat (Caseïn), welches beim Neutralisiren der alkalischen Flüssigkeit oder auch beim Erwärmen auf 20—40° C., wobei zugleich das Muskelserum sehr bald sauer wird, sich abscheidet. In der vom Kalialbuminat befreiten Flüssigkeit ist endlich noch Serumeiweiss anwesend, welches erst beim Erhitzen der saueren Lösung auf 70—75° niederfällt. Der rothe Farbstoff des Fleisches ist mit dem Hämoglobin identisch; vielleicht stammt derselbe nur von dem im Muskel enthaltenen Blute her. Ferner sind durch Brücke Spuren von Pepton und Pepsin in dem Muskelsaft nachgewiesen. Ausser den genannten Körpern führt der Sarkolemmainhalt endlich noch folgende Verbindungen, die aus dem

*) Schlossberger, Chemie der Gewebe, Leipzig 1856. Frémy, ann. chim. phys. 3, II. W. Müller, Annalen der Chemie, Bd. 103 u. 105. Liebreich, ebend. Bd. 134.

Extract des Fleisches gewonnen worden sind: Kreatin, Kreatinin (?), Xanthin, Hypoxanthin, Taurin, Inosinsäure, Inosit (von Scherer zuerst im Herzfleisch gefunden), eine gährungsfähige Zuckerart (Meissner), Dextrin (Limpricht) und Glykogen (Bernard); die beiden letztgenannten Körper scheinen aber gewöhnlich nur im Fleisch jugendlicher Thiere vorzukommen. Neben geringen Mengen flüchtiger Säuren (Ameisensäure, Essigsäure, Buttersäure) führt sodann der Muskel nicht unbeträchtliche Quantitäten von Milchsäure (Fleisch- oder Paramilchsäure). Ob der frische ruhende Muskel schon diese Säure enthält ist zweifelhaft, jedenfalls tritt sie im todten oder angestrengten Muskel in grösserer Menge und zum Theil im freien Zustande auf, da der ruhende Muskel während des Lebens neutral oder sogar schwach alkalisch reagirt, aber einige Zeit nach dem Tode oder während des Lebens in Folge von Anstrengungen eine sauere Reaction annimmt (du Bois). Man muss wohl annehmen, dass hierbei die Milchsäure aus im Muskel enthaltenen Kohlenhydraten (Zucker, Dextrin) durch eine Fermentwirkung entsteht. Diese Annahme erscheint um so wahrscheinlicher, da sich aus dem Muskelsaft ein wahrscheinlich mit dem Ptyalin identischer Fermentkörper darstellen lässt (Piotrowsky). In der Muskelasche überwiegen das Chlorkalium und die phosphorsauren Alkalien und Erden, während das Chlornatrium und die schwefelsauren Alkalien an Menge zurücktreten Der ausgeschnittene, von Blut befreite Muskel enthält schliesslich noch geringe Mengen freier und fest gebundener Kohlensäure (wovon die letztere wahrscheinlich erst durch Zersetzung entsteht), sehr wenig absorbirtes Stickgas und keinen im luftleeren Raum zu erhaltenden Sauerstoff (L. Hermann).

Man hatte früher angenommen, der Muskel bestehe wesentlich aus Fibrin. Liebig zeigte zuerst, dass der grösste Theil seiner Eiweisskörper leicht durch HCl gelöst werden kann, und er nannte die durch dieses Merkmal sich auszeichnende Substanz Syntonin. Die so entstandene Lösung ist aber durchaus identisch mit dem durch HCl aus andern Eiweisskörpern erzeugten Albuminstoff. So ist denn auch das Muskelsyntonin ein Umwandlungsproduct der drei im Muskel enthaltenen Eiweisssubstanzen, von denen sich aber das Myosin vorzugsweise leicht in HCl löst. Letzteren Eiweisskörper hat zuerst Kühne dargestellt, nachdem es ihm gelungen war, Muskelplasma isolirt zu erhalten. Da das ausgepresste Muskelplasma ohne Zweifel mit der zwischen den primitiven Fleischtheilchen des Muskels enthaltenen Grundsubstanz identisch ist, so müssen wir auch der letzteren einen flüssigen Aggregatzustand zuschreiben. In der That bewegte sich ein in der Muskelröhre lebend vorgefundener Parasit (Myoryctes Weismanni) vollständig wie in einer Flüssigkeit (Kühne). Höchst bemerkenswerth ist das Vorkommen von Fermenten (Ptyalin und Pepsin) im Muskel. Hierdurch erklärt sich 1) das Auftreten einer gährungsfähigen Zuckerart (von der übrigens Hoppe vermuthet, dass sie ursprünglich als Dextrin im Muskel enthalten sei) sowie das Entstehen der Fleischmilchsäure, die wahrscheinlich aus der Gährung dieses Zuckers hervorgeht, und 2) das Auftreten von Pepton. Da das letztere weit leichter als andere Eiweisskörper thierische Membranen durchdringt, so dürfte sein Auftreten

eine wichtige Bedeutung für den Muskelstoffwechsel besitzen. Die Fleisch- oder Paramilchsäure ist gleichfalls zuerst von Liebig aus den Muskeln dargestellt worden. Sie unterscheidet sich von der gewöhnlichen durch Gährung des Trauben- und Milchzuckers entstehenden Milchsäure durch den Krystallwassergehalt ihres Kalk- und Zinksalzes (die Salze der gewöhnlichen Milchsäure sind $C_6H_5CaO_6 + 5HO$ und $C_6H_5ZnO_6 + 3HO$, die Salze der Paramilchsäure $C_6H_5CaO_6 + 4HO$ und $C_6H_5ZnO_6 + 2HO$). Beide Säuren sind künstlich dargestellt, die Paramilchsäure aus Aethylen-, die gewöhnliche Milchsäure aus Aethylidenverbindungen. Dass die Milchsäure neben den Spuren flüchtiger Säuren (Ameisensäure u. s. w.), die gefunden worden sind, aus den Kohlenhydraten des Muskels hervorgeht, scheint um so weniger zweifelhaft, als durch du Bois' Nachweisung der neutralen oder alkalischen Reaction des frischen Muskels die Existenz der Milchsäure in dem letzteren sehr zweifelhaft geworden ist. Dies bestätigt auch die von du Bois gemachte Beobachtung, dass rasches Erwärmen des frischen Muskels bis zur Kochhitze die nachträgliche Säuerung hindert, indem hierbei, wie es scheint, die milchsäurebildenden Fermente zerstört werden Die Säuerung des Fleisches rührt übrigens theils von freier Milchsäure theils aber auch von saurem phosphorsaurem Kali ($KO.2HO.PO_5$) her. Das frische Muskelplasma enthält nämlich $2KO.HO.PO_5$. Indem nun Milchsäure entsteht, bildet sich zunächst durch Zersetzung dieses Salzes milchsaures Kali und $KO.2HO.PO_5$, und erst die weiterhin sich bildende Milchsäure wird dann frei.

Das Vorkommen des Kreatinins im Fleische wird von Nawrocki bestritten, während Sarokin stets Spuren dieses Körpers vorfand. Harnstoff hat man nach der Unterbindung der Ureteren in den Muskeln gefunden (Oppler); nach Moleschott soll derselbe im Fleisch entleberter Frösche vorkommen, dagegen konnte Grohe im gesunden Froschfleisch keinen Harnstoff auffinden. Harnsäure wurde öfter von Liebig gefunden. Sarkosin, ein Zersetzungsproduct des Kreatins, das beim Behandeln desselben mit Barythydrat neben Harnstoff entsteht, wurde bis jetzt vergebens gesucht *).

B. Physikalische Eigenschaften der Nerven und Muskeln.

§. 160. Elasticität und Cohäsion.

Im Allgemeinen stimmen die Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse der Nerven und Muskeln mit denjenigen der übrigen thierischen Gewebe überein (§. 22 u. 23). Nur das eine dieser Gewebe, das Muskelgewebe, zeichnet sich dadurch aus, dass es von einer höchst veränderlichen, durch die verschiedensten äusseren Einwirkungen bestimmbaren Elasticität ist.

Die bekannteste der hierher gehörigen Veränderungen ist die Todtenstarre, eine Elasticitätszunahme, welche kürzer oder länger nach dem

*) Liebig, chemische Untersuchung über das Fleisch, Heidelberg 1847. Du Bois-Reymond, Berliner Monatsber. 1859. Kühne, physiolog. Chemie, 2, und Archiv f. path. Anat. Bd. 33. Sarokin, ebend. Bd. 28. Nawrocki, med. Centralbl. 1865.

Tod eintritt, und durch welche die Muskeln steif, hart und unausdehnsam werden. Ursache der Todtenstarre ist hauptsächlich die Gerinnung des Myosins. Auch die Gerinnung der übrigen im Muskelplasma gelösten Eiweisskörper kann aber Starre bewirken oder die vorhandene Myosinstarre verstärken. Das Myosin gerinnt bei der gewöhnlichen Todtenstarre oder bei derjenigen Starre, die man durch Abschneidung der Blutzufuhr zu einem Muskel rein local herstellen kann, augenscheinlich durch denselben chemischen Vorgang, welcher die Fällung dieses Körpers in dem ausgepressten Muskelplasma bewirkt. Wie diese Fällung so wird auch die Todtenstarre durch eine niedrige Temperatur verzögert, durch höhere Temperatur und mechanische Erschütterungen des Muskels (z. B. durch Anhängen bedeutender Gewichte) beschleunigt. Der todtenstarre Muskel reagirt, wenn auch meistens, so doch nicht immer sauer. Säurebildung und Myosingerinnung sind also unabhängig von einander. Dagegen verstärkt das Auftreten der freien Säure anfänglich die Starre, indem sie auch das Kalialbuminat des Muskelplasmas zur Gerinnung bringt. Die Trübung, die an todtenstarren Muskeln allmälig sich einstellt, scheint durch diese Ausscheidung des Kalialbuminats bedingt zu sein. Erst bei stärker werdender Säuerung vermindert sich wieder die Starre, indem nun ein Theil der geronnenen Eiweisskörper in der Säure sich löst. Unter den chemischen Einwirkungen auf den Muskel bewirken alle diejenigen, welche das Myosin und die andern Eiweisskörper des Muskelplasmas zur Gerinnung bringen, auch das Eintreten der Starre: so destillirtes Wasser, Ammoniak, sehr verdünnte Säuren, Kalisalze, schwere Metallsalze, Alkohol, Chloroform, gleichgültig ob diese Stoffe mit der Oberfläche des Muskels in Berührung gebracht oder in die Gefässe gespritzt werden. Einzelne dieser Stoffe, wie gewisse Metallsalze, Alkohol, Chloroform, bringen offenbar die sämmtlichen Albuminstoffe des Muskelplasmas zur Gerinnung und verdichten wahrscheinlich ausserdem die Eiweisssubstanz der Disdiaklasten.

Wie der Eintritt der Starre auf der Gerinnung flüssiger, so beruht die Lösung derselben auf der Lösung fester Eiweisskörper. Diese Lösung braucht aber durchaus nicht bloss dieselben Eiweisskörper zu betreffen, welche durch ihr Festwerden die Starre herbeiführten. Vielmehr werden voraussichtlich alle Eiweisskörper, die sich im starren Muskel im festen Zustand befinden, allmälig von der freien Säure gelöst.

Die Todtenstarre ist zuerst von Brücke als ein Gerinnungsphänomen erklärt worden. Die Entdeckung des Myosins und das Studium der verschiedenen die Starre fördernden oder hemmenden Einwirkungen haben diese Theorie über allen Zweifel gestellt. Zur Vervollständigung derselben wäre es erforderlich die Muttersubstanzen des Myosin zu isoliren, denn wir kennen bis jetzt nur das geronnene Myosin, nicht aber die flüssigen Eiweissstoffe des Muskelplasmas, aus denen Myosin hervorgeht. Es liegt nahe hier an einen analogen Chemismus wie bei der Fibringerinnung (§. 110) zu denken. Da Berührung mit Blut oder Blutserum

die Ausscheidung des Myosins beschleunigt, so könnte der eine der Myosingeneratoren möglicher Weise mit der fibrinoplastischen Substanz identisch sein.

Unterbindung der Arterien des Muskels bewirkt, wie ich gefunden habe, in sehr kurzer Zeit eine Abnahme der Dehnbarkeit, die allmälig und continuirlich in die vollständige Erstarrung übergeht. Brown-Séquard fand, dass Einspritzen arteriellen Blutes nicht nur die so erzeugte Starre, sondern auch die gewöhnliche Todtenstarre wieder löst. Preyer konnte dies nicht bestätigen: die einmal eingetretene Starre kann nach ihm nur durch NaCl-Lösung, welche das Myosin löst, wieder gehoben werden; die Zufuhr arteriellen Blutes ist aber erforderlich, um den von der Starre befreiten Muskeln ihre Reizbarkeit wiederzugeben *).

§. 161. Elektrische Eigenschaften.

Die einzelne Nerven- und Muskelfaser entzieht sich der Untersuchung auf ihre elektromotorischen Eigenschaften: wir sind mit der letzteren auf die aus einer grossen Zahl jener Elementartheile gebildeten Organe, auf die Nerven und Muskeln, angewiesen. Die Beobachtung dieser complexen Gebilde gestattet jedoch hinreichend sichere Schlussfolgerungen auf die Nerven- und Muskelfaser selbst, da die Nerven in der Regel und die Muskeln wenigstens häufig als mehr oder weniger cylindrische Formen auftreten, in welchen sämmtliche Elementarfasern einander und der Oberfläche parallel liegen. Durch Querschnitte senkrecht zur Axe und durch Längsschnitte, die parallel der Oberfläche geführt sind, lassen sich Nerv und Muskel dann noch weiterhin in Bruchstücke von senkrecht cylindrischer oder prismatischer Form zerlegen. Indem wir das Verhalten solcher Bruchstücke mit den Erscheinungen vergleichen, welche die in ihren natürlichen Verbindungen gebliebenen Organe darbieten, gelangen wir zur Trennung derjenigen Phänomene, welche den Elementartheilen selbst zukommen, von den Modificationen, welche dieselben durch die Verbindung mit andern Gewebselementen erfahren. Die Beobachtung jener Veränderungen endlich, welche die elektrischen Eigenschaften durch die Ueberführung des regelmässigen Nerven- oder Muskelcylinders in andern Formen zeigen, macht es uns möglich die Erscheinungen auch jener unregelmässigeren Gebilde zu zergliedern, welche namentlich in dem Muskelsystem zuweilen sich vorfinden.

1) Der senkrechte Nerven- oder Muskelcylinder (Fig. 63). Einen Nervencylinder mit senkrechter Basis gewinnt man leicht durch Ausschneiden eines Stücks aus einem beliebigen Nervenstamm mit senkrecht zur Nervenaxe geführtem Schnitt. Ein ebenso aus einem parallelfaserigen Muskel, z. B. dem Sartorius

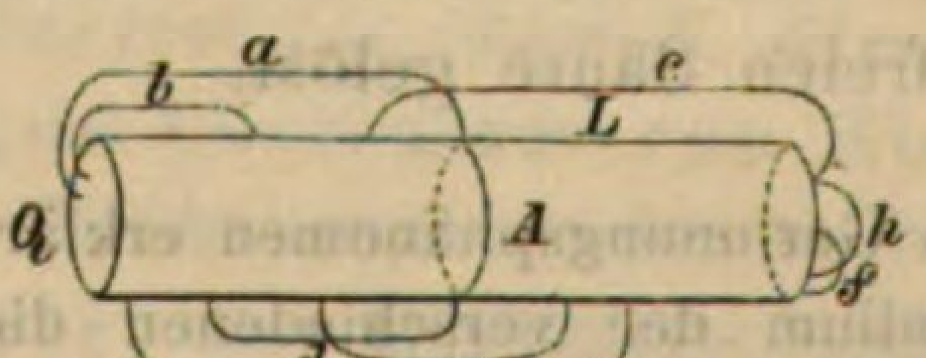


Fig. 63.

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung. Brücke, Müller's Archiv 1842. Kühne, a. a. O. Preyer, med. Centralbl. 1864.

oder Gracilis (Adductor magnus) des Frosches, ausgeschnittenes Stück liefert den Muskelcylinder. Man unterscheidet an einem solchen Gebilde die der Faserlänge parallele Oberfläche L als den natürlichen Längsschnitt und die senkrecht zur Faserlänge hergestellten beiden Ebenen Q als die künstlichen Querschnitte. Die Linie A, welche durch eine die Entfernung der zwei Querschnitte halbirende senkrechte Ebene auf dem Längsschnitt erhalten wird, nennt man den Aequator.

Die elekrischen Erscheinungen, welche der so dargestellte Cylinder zeigt, lassen sich durch das folgende Grundgesetz der Nerven- und Muskelelektricität zusammenfassen:

„In dem Bogen eines Elektricitätsleiters, der einen beliebigen Punkt des natürlichen Längsschnitts und einen beliebigen Punkt eines der beiden künstlichen Querschnitte verbindet (a, b oder c Fig. 63), geht ein Strom, der im Leiter vom Längsschnitt zum Querschnitt, in dem Nerven oder Muskel also vom Querschnitt zum Längsschnitt gerichtet ist. Dieser Strom ist am stärksten, wenn der leitende Bogen den Aequator mit einem Punkt des Querschnitts verbindet (a), und er wird um so schwächer, je mehr sich der den Längsschnitt berührende Punkt des Leiters vom Aequator entfernt (b und c). In einem Leiter, der zwei symmetrisch zum Aequator gelegene Punkte des Längsschnitts (g) oder zwei symmetrisch zum Mittelpunkte der Querschnittsebene gelegene Punkte des Querschnitts (h) verbindet, bewegt sich kein Strom. Dagegen werden in einem Leiter, der asymmetrisch zum Aequator oder zur Querschnittsmitte auf Längs- oder Querschnitt aufgesetzt ist (d, e, f), schwache Ströme beobachtet.“

Der nächste Schritt der Untersuchung besteht nun darin, dass man den Nerven- oder Muskelcylinder durch Schnitte, die parallel der Faserrichtung geführt sind, zerlegt. Die so durch Entfernung der oberflächlichen Schichten gewonnene Längsschnittfläche nennt man den künstlichen Längsschnitt, und die an dem dergestalt aus einem Nerven oder Muskel herausgeschälten Präparat vorgenommene Untersuchung ergibt, dass sich der künstliche Längsschnitt elektromotorisch vollständig ebenso wie der natürliche Längsschnitt verhält. Hieraus aber fliesst unmittelbar die Folgerung: Die elektrischen Erscheinungen an dem regelmässigen Nerven- und Muskelcylinder sind durch elektromotorische Eigenschaften der elementaren Nerven- und Muskelfasern selbst verursacht, und zwar muss die der Längsaxe parallele Oberfläche der letzteren elektropositiv, der zur Längsaxe senkrechte Querschnitt dagegen elektronegativ sein.

Ausser von dem Lageverhältniss der abgeleiteten Punkte ist die Intensität des Nerven- oder Muskelstroms abhängig von den Dimensionen des untersuchten Nerven- oder Muskelstücks, und zwar wächst die Intensität sowohl mit dem Querschnitt als mit der Länge, so dass bei sonstiger Uebereinstimmung der Gewebsstücke von zwei gleich langen

Cylindern der dickere und von zwei gleich dicken Cylindern der längere den stärkeren Strom gibt.

Die Anordnungen a, b und c (Fig. 63), bei denen der leitende Bogen Längs- und Querschnitt berührt, bezeichnet man als starke Anordnungen, d, e und f als schwache, g und h als unwirksame Anordnungen. Die Intensität der Ströme wird durch die Fig. 64 veranschaulicht. Nehmen wir an, die Enden des den Strom ableitenden Bogens behielten eine constante Entfernung von einander, und wir bewegten uns mit denselben von den Stellen a und b symmetrisch zum Aequator allmälig über die ganze Oberfläche des Nerven oder Muskels, so ist der Strom bei der Lage a b der abgeleiteten Punkte = o, in den Lagen c d, c e u. s. w erhalten wir sodann nach einander die Stromstärken durch die Ordinaten 1, 2 u. s. f. ausgedrückt.

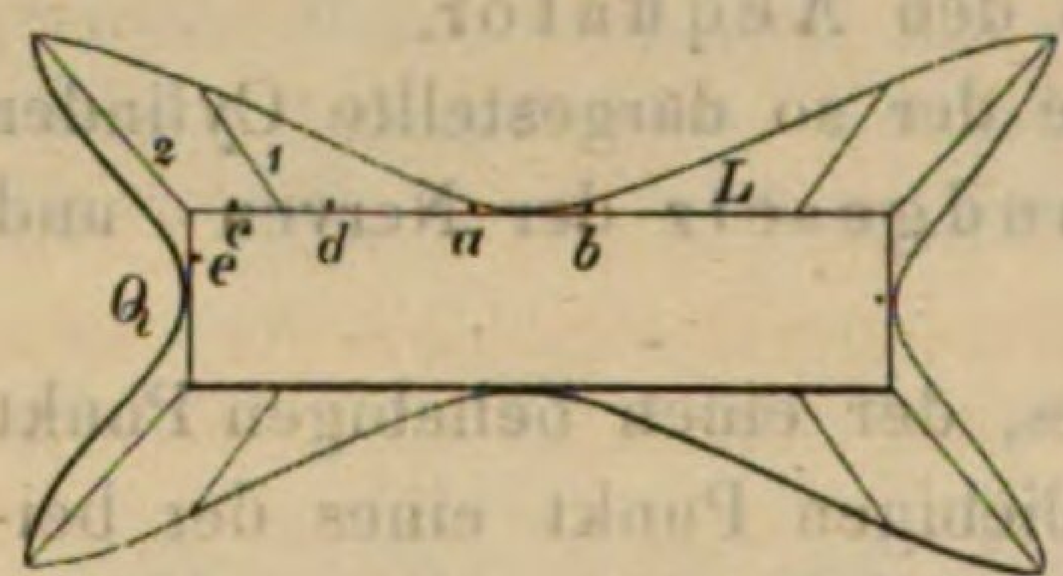


Fig. 64.

2) Das Sehnenende des Muskels. An der Grenze der Sehne endigen die Muskelbündel, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, mit konisch abgestumpften Rändern und geschlossenem Sarkolemma. Betrachtet man die Sehnensubstanz gleich den übrigen elastischen und Bindesubstanzgebilden als einen elektromotorisch nicht wirksamen Leiter, so liegt es nahe zu vermuthen, dass das Sehnenende des Muskels sich ähnlich einem künstlichen Querschnitt verhalten werde. In dieser Voraussetzung hat man dasselbe als den natürlichen Querschnitt bezeichnet. In der That ist dieser natürliche Querschnitt, sobald einige Zeit zwischen dem Ausschneiden des Muskels und seiner elektrischen Prüfung verfliesst, in der Regel negativ im Verhältniss zu dem Längsschnitt; seine Negativität ist zwar geringer als diejenige des künstlichen Querschnitts, sie erhebt sich aber allmälig von selbst auf die Höhe der letzteren, und sie steigt fast momentan, wenn die Sehne mit Salzlösung in Berührung kommt. Untersucht man dagegen den Muskel im möglichst frischen Zustande, so ist entweder kein Gegensatz zwischen Längsschnitt und natürlichem Querschnitt vorhanden, oder der letztere verhält sich sogar gegen den ersteren positiv. Diese Erscheinung dauert längere Zeit, wenn man den Muskel einer niedrigern Temperatur aussetzt: bei in der Kälte aufbewahrten Thieren ist daher auch die Positivität des Sehnenendes am deutlichsten ausgebildet. Zugleich ist dieselbe hier nicht auf die unmittelbar an die Sehne grenzende Muskelfläche beschränkt, sondern sie zeigt eine gewisse Ausdehnung nach der Längsaxe des Muskels, so dass sie selbst an einem nahe der Sehne angelegten künstlichen Querschnitt noch deutlich ist. Die so in dem lebenden und namentlich in dem erkälteten Muskel auftretende positive Strecke nahe der Sehne bezeichnet man als die parelektronomische Strecke. Ob auch der lebende Nerv am Ende seiner Ausbreitung oder seines Ursprungs eine solche positiv-elektrische Strecke besitzt, konnte bis jetzt nicht er-

mittelt werden, da der natürliche Querschnitt desselben theils in den Centralorganen theils in den Muskeln und Sinnesorganen verborgen liegt.

Aus den Strömungserscheinungen an Gewebsstücken von regelmässig cylindrischer Form lassen sich, da diese Erscheinungen, wie wir oben ausgeführt haben, direct auf die Vertheilung der elektrischen Gegensätze an den primitiven Nervenfasern und Muskelbündeln selbst hinweisen, die theoretischen Vorstellungen zur Erklärung der elektrischen Eigenschaften dieser Elementartheile entwickeln. Wir wollen diese theoretische Erörterung schon hier anknüpfen, da uns dieselbe einen Anhaltspunkt für das Verständniss der noch weiterhin zu beschreibenden Erscheinungen bieten wird. Gehen wir von der zuletzt erwähnten Erfahrung, von der elektropositiven Beschaffenheit des natürlichen Querschnitts, seiner allmälig erst sich einstellenden Negativität, und dem allmäligen Anwachsen des so entstandenen Gegensatzes zur Längsoberfläche aus, so liegt uns in diesem postmortalen Phänomen offenbar ein Resultat chemischer Zersetzung der Muskelsubstanz vor. In der That werden es uns später auch noch andere Erscheinungen bestätigen, dass Nerv und Muskel während ihres Absterbens einer Gewebszerstörung anheimfallen, die von der Oberfläche nach dem Innern fortschreitet. Das Verschwinden der Positivität des Querschnitts werden wir daher am naheliegendsten auf die Zerstörung einer positiv-elektrischen Strecke an der Sehnengrenze zurückführen, so dass das postmortale Verschwinden der Parelektronomie im wesentlichen mit der Blosslegung des Muskelinnern durch einen künstlichen Querschnitt übereinstimmt. Es liegt zuerst der Gedanke nahe, den so sich darstellenden Gegensatz zwischen der ganzen Oberfläche der Nerven- und Muskelröhre und dem Röhreninhalt auf einen elektrischen Gegensatz der Gewebe zurückzuführen, anzunehmen, dass das Sarkolemma und die Primitivscheide elektropositiv, die Nerven- und Muskelsubstanz selbst aber elektronegativ seien. Dieser Gedanke ist in der That von Liebig in Bezug auf den Muskel ausgesprochen worden. Da das Blut alkalisch, der Muskel aber, wie man früher glaubte, schon im lebenden Zustand sauer reagirt, so konnte man sich vorstellen, der Muskelstrom sei eine natürliche Säurealkalikette (vgl. § 25 u. med. Physik § 301). Diese Hypothese ist durch den Nachweis, dass der lebende Muskel keine freie Säure enthält, unhaltbar geworden; zudem hat du Bois gezeigt, dass die elektromotorische Kraft einer Säurealkalikette viel zu unbedeutend ist, um den Muskelstrom zu erklären. Da nun im übrigen die elastische Substanz, aus welcher das Sarkolemma und die Primitivscheide bestehen, überall als ein indifferenter Leiter sich darstellt, so müssen wir den Gegensatz zwischen Längs- und Querschnitt lediglich auf die Nerven- und Muskelsubstanz selbst beziehen. Hier könnten nun die Thatsachen der Parelektronomie und des postmortalen Wachsthums der elektromotorischen Kraft den Verdacht erwecken, dass die elektrischen Eigenschaften der Nerven und Muskeln Leichenphänomene seien, hervorgerufen durch die rasch von der Oberfläche nach der Tiefe fortschreitende chemische Zersetzung der Muskelsubstanz.

Nun widerlegen aber schon die Beobachtungen an der parelektronomischen Strecke selbst jede derartige Hypothese. Nach du Bois' neuesten Untersuchungen kommt dieser Strecke in vielen Fällen eine messbare Ausdehnung zu, ein innerhalb derselben angefertigter Querschnitt ist positiv, jeder andere Querschnitt negativ: da kein Grund ersichtlich ist, aus dem auf zwei in gleicher Weise angelegten Querschnitten die chemische Zersetzung mit verschiedener Geschwindigkeit erfolgen sollte, so kann dieser Unterschied nur auf eine ursprüngliche elektrische Differenz des der Sehne näheren und des weiter oben gelegenen Mus-

kelinnern bezogen werden. Gleicher Weise spricht für die ursprüngliche elektromotorische Wirksamkeit der Nerven und Muskeln das postmortale Anwachsen der schwachen Ströme des Längsschnitts. Diese sowie die schwachen Querschnittsströme lassen sich aus keiner der Hypothesen, die man zur Erklärung des Gegensatzes zwischen Längs- und Querschnitt erfinden kann, ableiten (s. unten). Sie werden aber begreiflich, sobald man sich vorstellt, dass die verschiedenen Theile der Oberfläche in Bezug auf die Grösse ihrer elektromotorischen Kraft sich verschieden verhalten. Das Anwachsen jener schwachen Ströme kann daher am naheliegendsten auf ein allmäliges Sinken der elektromotorischen Wirksamkeit der Oberfläche zurückgeführt werden. Wenn nun die postmortale Zersetzung von einem Sinken der elektromotorischen Wirksamkeit begleitet ist, so kann die letztere selbst unmöglich für ein Leichenphänomen gehalten werden. Anderseits ist aber auch zuzugestehen, dass das postmortale Anwachsen der starken Ströme, das sich übrigens in seinem Auftreten von dem Wachsthum der schwachen Ströme vollkommen unabhängig zeigt, eben so wenig aus irgend einer Vorstellung über die Vertheilung der ursprünglichen Gegensätze abgeleitet werden kann. Vielleicht entsteht hierbei durch die in dem blossgelegten Sarkolemmainhalt des Querschnitts eintretende Säuerung eine schwache Säurealkalikette, deren Kraft sich zu der ursprünglichen Stromkraft hinzu addirt. Dabei ist jedoch bemerkenswerth, dass, wie wir sehen werden, die Erregbarkeit des Nerven und Muskels eine ähnliche postmortale Steigerung erfährt, eine Thatsache, welche vorläufig die aus dem Anwachsen der starken Ströme geschöpften Bedenken einigermassen entkräftet, indem sie ihrerseits dem Zusammenhang der physiologischen Leistungen mit den elektrischen Wirkungen das Wort zu reden scheint. Für diesen Zusammenhang spricht ferner 1) das allmälige Schwinden des Nerven- und Muskelstroms nach dem Tode des Thieres, wobei jedoch die Stromentwicklung einige Zeit die physiologische Leistungsfähigkeit überdauert, und 2) die Thatsache, dass diejenigen physikalischen oder chemischen Einflüsse, welche die Leistungsfähigkeit des Nerven oder Muskels zerstören (hohe oder niedere Temperatur, sehr starke elektrische Ströme, ätzende Stoffe) auch die elektromotorischen Kräfte vernichten.

Nachdem wir aus den entwickelten Gründen es als erwiesen betrachten dürfen, dass die elektrischen Erscheinungen an den Nerven und Muskeln, wenn sie auch in Folge postmortaler Zersetzung manchfache Veränderungen erfahren, doch im wesentlichen auf elektromotorische Kräfte zurückzuführen sind, welche schon dem Inhalt der lebenden Nerven- und Muskelröhre zukommen, ergibt sich die Aufgabe, den Sitz und die Ursachen der elektromotorischen Kräfte näher nachzuweisen. Diese Aufgabe ist bis jetzt nur unvollkommen gelöst. Wir vermögen zwar Hypothesen zu ersinnen, welche die beobachteten Erscheinungen unter gemeinsame Gesichtspunkte zusammenfassen, aber für keine der überhaupt möglichen Hypothesen ist eine directe Bewährung in der Erfahrung oder ein unterstützendes Factum aus einem andern Erscheinungsgebiet aufgefunden worden. Doch hat sich die von du Bois-Reymond aufgestellte Molecularhypothese den später gefundenen Erscheinungen gegenüber insofern bewährt, als es möglich gewesen ist, dieselben unmittelbar oder mit Herbeiziehung unwesentlicherer Hülfshypothesen aus ihr zu erklären. Auch lässt sich derjenige Theil dieser Hypothese, der sich auf das Verhalten der Nerven und Muskeln gegen den elektrischen Strom bezieht (s. unter 5), mit den Erscheinungen der Durchströmung anderer von Flüssigkeit getränkter poröser Körper in einen gewissen Zusammenhang bringen.

Der Nerv und Muskel besteht nach du Bois aus einem regelmässigen System

peripolar-elektrischer Moleciile. Jedes dieser Moleciile besitzt nämlich eine positive Aequatorialzone und zwei negative Polarzonen (Fig. 65);

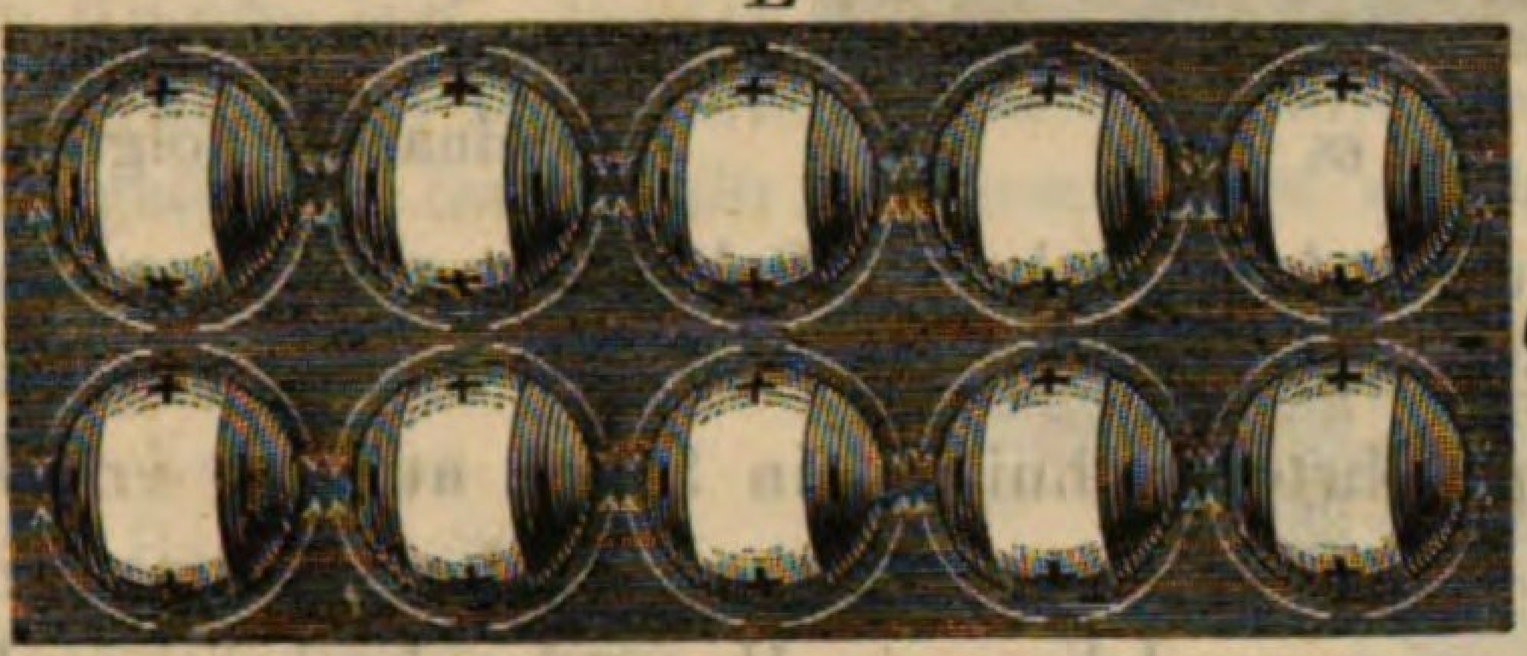


Fig. 65.

erstere ist gegen die Längsschnitte (L), letztere sind gegen die Querschnitte (Q) hin gerichtet. An einem solchen System muss, wie unmittelbar erhellt, in einem leitenden Bogen, der den Längsschnitt mit dem Querschnitt verbindet, ein Strom von dem ersteren zum letzteren gehen. Dagegen können die Ströme zwischen asymmetrisch zum Aequator gelegenen Punkten eines Längs- oder Querschnitts nicht erklärt werden, so lange man annimmt, dass die elektromotorischen Kräfte der einzelnen Moleciile constant andauern. Ebenso bleibt die verschiedene Intensität der Ströme, je nachdem man einen dem Aequator näheren oder ferneren Punkt des Längsschnitts mit dem Querschnitt verbindet, unerklärlich. Denn welche Stelle von L und Q ableitend berührt werden mag, stets werden am Längsschnitt gleich viele Aequatorialzonen, am Querschnitt gleich viele Polarzonen von den berührenden Endpunkten des ableitenden Bogens getroffen. Alle die angeführten Erscheinungen, die Ströme schwacher Anordnung sowie die verschiedene Intensität der Ströme starker Anordnung, erklären sich aber, wenn man annimmt, dass im Nerven und Muskel, nachdem dieselben dem lebenden Thier entnommen sind, die einzelnen Moleciile mit verschiedener Geschwindigkeit ihre elektromotorischen Kräfte verlieren. Dann werden nicht nur zwischen den ungleichartigen Schnitten (Längsschnitt und Querschnitt), sondern auch zwischen den stärker und schwächer elektromotorisch wirksamen Theilen eines und desselben Schnittes Ströme entstehen müssen, welche in dem ableitend angelegten Bogen von den elektromotorisch wirksameren zu den unwirksameren Theilen gerichtet sind.

Ausser der Annahme, dass die elektromotorischen Kräfte der Nerven- und Muskelmoleciile in verschiedenem Grade inconstant sind, ist speciell für den Muskel noch eine zweite Hülfshypothese nothwendig, um die Erscheinungen der Parelektronomie zu erklären. Du Bois stellt zu diesem Zweck die Hypothese auf, dass am natürlichen Querschnitt eine Lage elektropositiver Muskelsubstanz sich befinde. Man kann sich dies anschaulich machen, wenn man sich an die Querschnitte Q in obiger Fig. noch einmal eine Reihe halber peripolarer Moleciile (halbirt in der Mitte der Aequatorialzone) angesetzt denkt. Wir können uns zu diesem Zweck vorstellen, jedes peripolare Molecül bestehe aus zwei dipolaren, die sich ihre positiven Pole zukehren, denn offenbar kann eine Gruppirung, wie sie die Fig. 66 darstellt, derjenigen in Fig. 65 ohne weiteres substituirt werden. Es entsteht eine parelektronomische Schichte, wenn wir uns an das Ende der Reihe noch einmal ein einziges, mit dem positiven Pol gegen Q gekehrtes dipolares Molecül angesetzt denken, und eine parelektromonische Strecke



Fig. 66.

könnte entstehen, wenn eine ganze Reihe solcher Molecüle nicht wie sonst zu dipolaren Gruppen vereinigt sondern gleich gerichtet, also in säulenartiger Anordnung am Sehnenende auf einander folgten.

3) Der Muskelrhombus. Schneidet man aus einem cylindrischen oder prismatischen Muskel mittelst zweier schräg zur Längsaxe und einander parallel geführter Schnitte ein Stück aus, so erhält man entweder einen schrägen Cylinder oder ein rhombisches Prisma, in beiden Fällen aber eine Form, an welcher ein Hauptdurchschnitt a b c d (Fig. 67) ein Rhombus ist. Vergleicht man nun einen der beiden schrägen Querschnitte des so dargestellten Präparats mit den senkrechten Querschnitten des regelmässigen Muskelcylinders Fig. 63, so ergibt sich ein sehr verschiedenes Verhalten beider. Wird nämlich auf den schrägen Querschnitt ein Bogen 1 symmetrisch zum Mittelpunkt aufgesetzt, so ist diese Anordnung nicht wie am senkrechten Querschnitt unwirksam, sondern es geht in dem Bogen ein Strom, der von der stumpfen Ecke a zur spitzen Ecke b gerichtet ist. In einem Bogen 2, der am senkrechten Querschnitt bereits einen aufwärts gerichteten Strom zeigt, geht immer noch ein schwacher Strom abwärts, erst ein der spitzen Ecke sehr genäherter Bogen 3 entspricht der unwirksamen Anordnung, und endlich in einem noch weiter herabgerückten Bogen 4 geht ein schwacher aufwärts gerichteter Strom. Jener Punkt, um welchen symmetrische Punkte unwirksame Anordnung geben, ist also hier von m nach m′ gerückt, und der schräge Querschnitt verhält sich im Ganzen so, als wenn zu den schwachen Strömen des senkrechten Querschnitts, die von allen Punkten des Umfangs nach der Mitte m gehen, noch ein weiterer Strom von der stumpfen zur spitzen Ecke hinzukäme. Die Intensität dieses letzteren Stroms, welchen du Bois als den Neigungsstrom des schrägen Querschnitts bezeichnet hat, nimmt zu mit dem Neigungswinkel des Querschnitts.

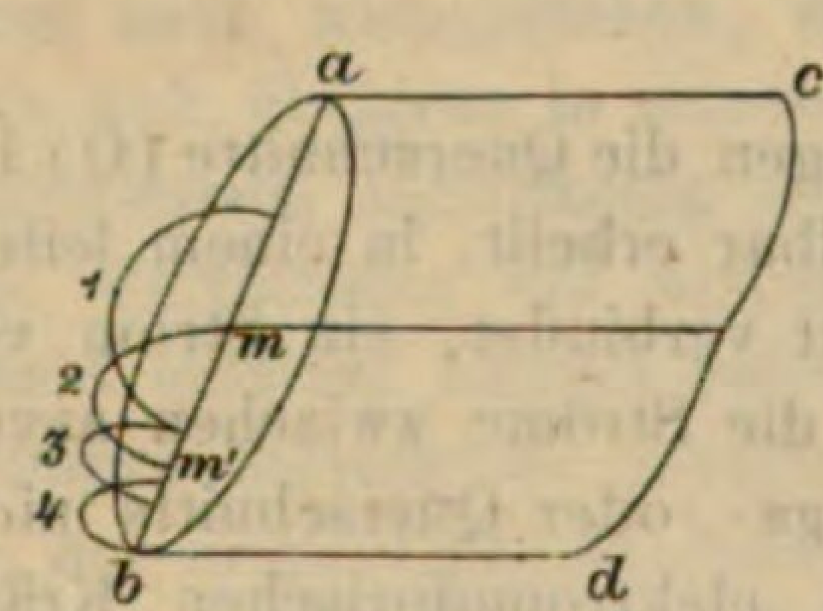


Fig. 67.

Die Neigungsströme kommen am lebenden Muskel vor, wenn der natürliche Querschnitt desselben sich unter einer schräg abfallenden Fläche an der Sehne ansetzt. Dies ist z. B. beim Gastrocnemius des Frosches an der Ansatzstelle der Muskelfasern an die Achillessehne der Fall, auch sind hier zuerst die Neigungsströme von du Bois beobachtet worden. Die elektromotorische Kraft der Neigungsströme ist sehr bedeutend: du Bois fand sie im Mittel am Gastrocnemius zu 0,114 eines Daniell'schen Elementes, während die elektromotorische Kraft zwischen dem Längsschnitt und senkrechten Querschnitt regelmässig gebauter Froschmuskeln 0,04 — 0,08, diejenige des Ischiadnerven 0,028 Daniell betrug. Da es sich hierbei immer nur um die elektromotorische Kraft zwischen den zwei abgeleiteten

Punkten handelt, so geben diese Zahlen übrigens gar kein Maass für die Gesammtsumme der im Muskel oder Nerven wirksamen elektromotorischen Kräfte, die voraussichtlich sehr viel bedeutender sein wird.

Die Neigungsströme erklären sich leicht, wenn man die oben entwickelte Molecularhypothese zu Grunde legt. Denken wir uns jedes dipolare Molecül wieder in zwei peripolare mit einander zugekehrten negativen Hälften getrennt, so werden auf dem schräg geführten Querschnitt die Moleciüle in der in Fig 68 dargestellten Weise angeordnet sein. Der positiven Polarzone des ersten Halbmolecüls der Reihe 1 liegt eine negative Zone des ersten Halbmolecüls der Reihe 2 gegenüber, der positiven Zone des letztern ist dann wieder in der Reihe 3 eine negative Zone genähert, u. s. f. Auf diese Weise folgen an dem schrägen Querschnitt + und — wie in der galvanischen Säule auf einander, und es muss ein durch diese säulenartige Anordnung bedingter Strom von der stumpfen Kante a zur spitzen Kante b entstehen, der sich zu den schwachen Strömen des Querschnitts hinzuaddirt.

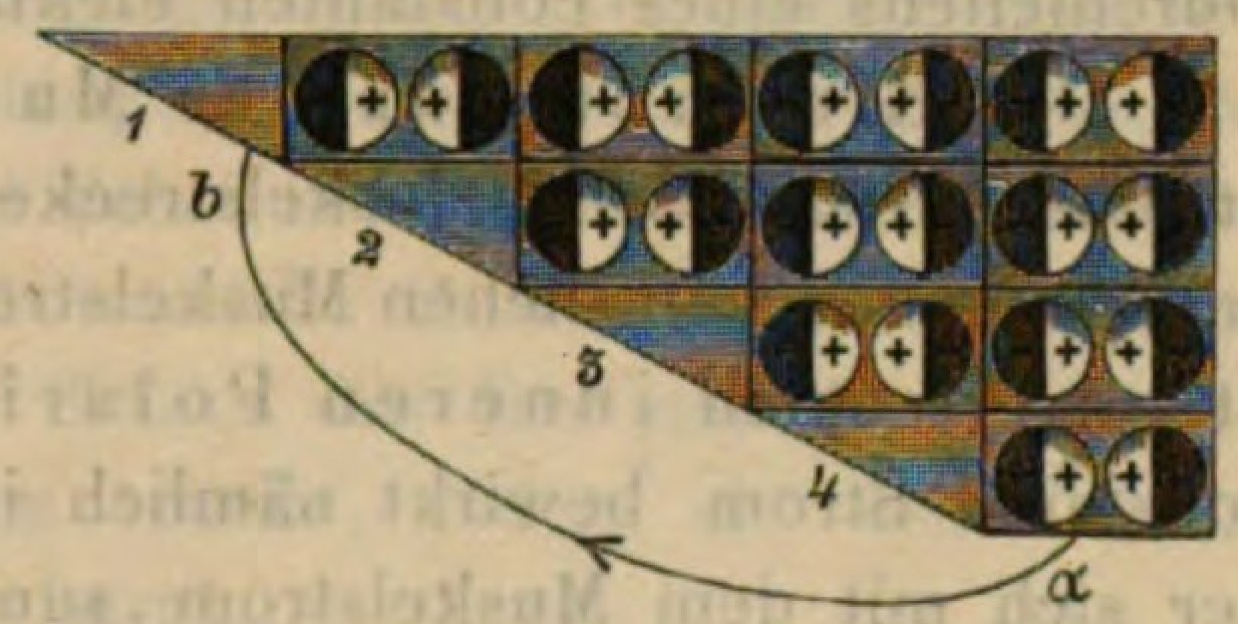


Fig. 68.

4) Resultirende Ströme am Thierkörper. Die Ströme der Nerven und Muskeln eines Gliedes oder des ganzen Körpers setzen sich zu einem Gesammtstrom zusammen, der, als die Resultante der sämmtlichen Einzelströme, durch diese in seiner Richtung bestimmt wird; da die Muskeln das weitaus massenhaftere Gewebe sind und stärkere Ströme als andere Gewebe entwickeln, so kann jener Gesammtstrom als die Resultante der Muskelströme betrachtet werden. Die Gesammtströme sind beim Menschen bis jetzt nicht nachgewiesen, wahrscheinlich theils weil der Gegensatz von Längs- und Querschnitt am lebenden Muskel des Menschen weniger bedeutend ist als an den Muskeln mancher Thiere, theils weil beim Menschen die Untersuchung nur durch die bedeckende Haut hindurch möglich ist. Auch beim Frosch sind die Gesammtströme weit schwächer, so lange die Haut nicht von den Gliedern entfernt ist. Diese Schwächung rührt jedoch nicht etwa von einem Widerstand her, welchen die Haut den Strömen bietet, sondern allein davon, dass die Haut die natürlichen Querschnitte der Muskeln vor der Berührung mit der Luft oder mit den ätzenden Flüssigkeiten der Zuleitungsgefässe schützt und dadurch länger die Positivität des Querschnitts erhält. Die Richtung des Gesammtstroms geht beim Frosch in jeder der hintern Extremitäten und ebenso im ganzen Thier von unten nach oben, so dass sich der Kopf des Thieres ähnlich dem Muskellängsschnitt positiv verhält, während sich die Füsse negativ verhalten.

Mit der Entdeckung der Gesammtströme hat die Auffindung der thierisch-elektrischen Ströme den Anfang genommen. Nobili wies zuerst mittelst des Multiplicators den Strom des ganzen Frosches (den sogenannten „Froschstrom“) nach. Später bestrebte sich Matteucci das elektrische Verhalten der einzelnen

Theile zu studiren, er beobachtete das ungleichartige Verhalten zwischen Sehne und Oberfläche des Muskels, führte dasselbe aber noch auf die Verschiedenheit der Gewebe zurück. Erst du Bois-Reymond wies nach, dass jene elektrischen Ungleichartigkeiten im Innern des Muskels ihren Sitz haben.

5) Elektrotonischer Zustand. Als Elektrotonus bezeichnet man den Zustand, in welchen der Muskel oder Nerv in Folge des Durchleitens eines constanten elektrischen Stromes geräth.

Der Elektrotonus des Muskels ist beschränkt auf die von dem Strome durchflossene Muskelstrecke. Er besteht in einer solchen Veränderung des natürlichen Muskelstroms, wie es der durch den constanten Strom erzeugten inneren Polarisation des Muskels entspricht; der constante Strom bewirkt nämlich in dem Muskel einen Gegenstrom, der sich mit dem Muskelstrom summirt. Hat der constante Strom dieselbe Richtung wie der Muskelstrom, geht er also vom Querschnitt zum Längsschnitt, so ist auch der Gegenstrom ihm gleich gerichtet, der Muskelstrom wird verstärkt; hat aber der constante Strom im Muskel eine entgegengesetzte Richtung, so wird umgekehrt der Muskelstrom durch den Gegenstrom vermindert. Der Elektrotonus des Muskels dauert in abnehmender Stärke noch einige Zeit an, nachdem der ihn erzeugende Strom schon aufgehört hat; hierdurch sind die durch ihn bewirkten Veränderungen des Muskelstroms allein nachweisbar.

Der Elektrotonus des Nerven zeigt von dem Elektrotonus des Muskels den wesentlichen Unterschied, dass sich die Veränderung nicht auf die von dem Strom durchflossene Strecke beschränkt, sondern dass sie sich über dieselbe hinaus zu beiden Seiten mit abnehmender Stärke fortpflanzt, zugleich aber in äusserst kurzer Zeit nach dem Aufhören des Stroms wieder verschwindet. Der Elektrotonus des Nerven kann daher nicht wie derjenige des Muskels nach der Unterbrechung des ihn erzeugenden Stromes noch beobachtet werden, dagegen ist er leicht während der Dauer des Stroms an ausserhalb der durchflossenen Strecke gelegenen Stellen nachzuweisen. Indem auch er sich zu dem ursprünglichen Nervenstrom summirt, verstärkt er oder schwächt er denselben je nach der Richtung, die der constante elektrotonisirende Strom hat. Ist der letztere im Nerven vom Querschnitt zum Längsschnitt gerichtet, d. h. liegt die positive Elektrode (die Anode) dem Querschnitt näher, so verstärkt er den Nervenstrom, ist er umgekehrt vom Längsschnitt zum Querschnitt gerichtet, d. h. liegt die negative Elektrode (die Kathode) dem Querschnitt näher, so schwächt er den Nervenstrom. Da nun der Nerv auf jeder Seite des constanten Stroms einen Querschnitt besitzt, so treten auch in jedem Nerven immer beide Fälle gleichzeitig auf: auf der Seite der positiven Elektrode wird der Nervenstrom durch den Elektrotonus verstärkt, auf der Seite der negativen Elektrode wird er geschwächt. Man unterscheidet daher zwei Phasen des Elektrotonus und bezeichnet die Verstärkung des Nervenstroms auf der Seite der Anode als posi-

tive Phase oder als Anelektrotonus, die Schwächung des Nervenstroms auf der Seite des negativen Pols als negative Phase oder als Katelektrotonus. Werden, während sich eine Strecke des Nerven im Elektrotonus befindet, zwei symmetrisch zum Aequator gelegene Punkte des Längsschnitts abgeleitet, so zeigt sich diese sonst unwirksame Anordnung elektromotorisch wirksam, indem im Nerven ein Strom in der Richtung des elektrotonisirenden Stromes geht. Der elektrotonische Zuwachs ist um so grösser, eine je längere Nervenstrecke vom Strome durchflossen wird, vorausgesetzt dass dabei die Stromstärke im Nerven keine Aenderung erfährt. Der elektrotonische Zuwachs nimmt ferner bis zu einer gewissen Grenze mit der Stärke des ihn erzeugenden Stromes zu. Allzu starke Ströme dagegen setzen, indem sie den Nerven erschöpfen, sehr schnell den Zuwachs herab.

Du Bois hat noch den Einfluss einiger anderen Momente auf die Stärke des elektrotonischen Zuwachses untersucht. So fand er, dass derselbe bei gleichbleibender Grösse der durchflossenen Nervenstrecke am grössten ist, wenn der Strom den Nerven parallel seiner Längsaxe durchfliesst, während dagegen der Zuwachs ganz verschwindet, wenn der Strom zur Längsaxe senkrecht ist. Auch die Länge der abgeleiteten, in den Galvanometerkreis eingeschalteten Nervenstrecke ist von bedeutendem Einfluss. Dieser Einfluss ist ein verwickelter, lässt sich jedoch aus den oben erörterten Thatsachen leicht ableiten. Man hat dabei immer nur den ursprünglichen Nervenstrom und den Strom des Elektrotonus von einander zu trennen und zu beachten, dass der letztere abnimmt mit der Entfernung von der durchflossenen Strecke.

In der relativen Grösse des Zuwachses besteht zwischen der positiven und negativen Phase des Elektrotonus ein constanter Unterschied: schon im möglichst leistungsfähigen Nerven übertrifft nämlich der positive Zuwachs immer den negativen; mit dem Sinken der Leistungsfähigkeit nimmt dann der negative Zuwachs noch weit schneller ab als der positive, so dass das Uebergewicht des letzteren fortan grösser wird. Ist aber der negative Zuwachs endlich auf ein gewisses Minimum herabgesunken, so verändert er sich nur noch sehr langsam, während der positive Zuwachs schneller sinkt, der Unterschied gleicht daher allmälig sich wieder aus.

Die Veränderung des Nervenstroms durch den elektrotonischen Zuwachs lässt sich durch Fig. 69 versinnlichen. In derselben sind A und K die beiden Elektroden (Anode und Kathode), die an den Nerven N N′ angelegt sind. a′ b′ c′ d′ ist die Curve des Nervenstroms, α β γ δ die Curve der Stromstärken des Elektrotonus, der zwischen β und γ gelegene Abschnitt dieser Curve ist unbekannt; endlich a b c d ist die aus den beiden vorigen construirte Curve der aus dem ursprünglichen Nervenstrom und dem Elektrotonus resultirenden Stromstärken.

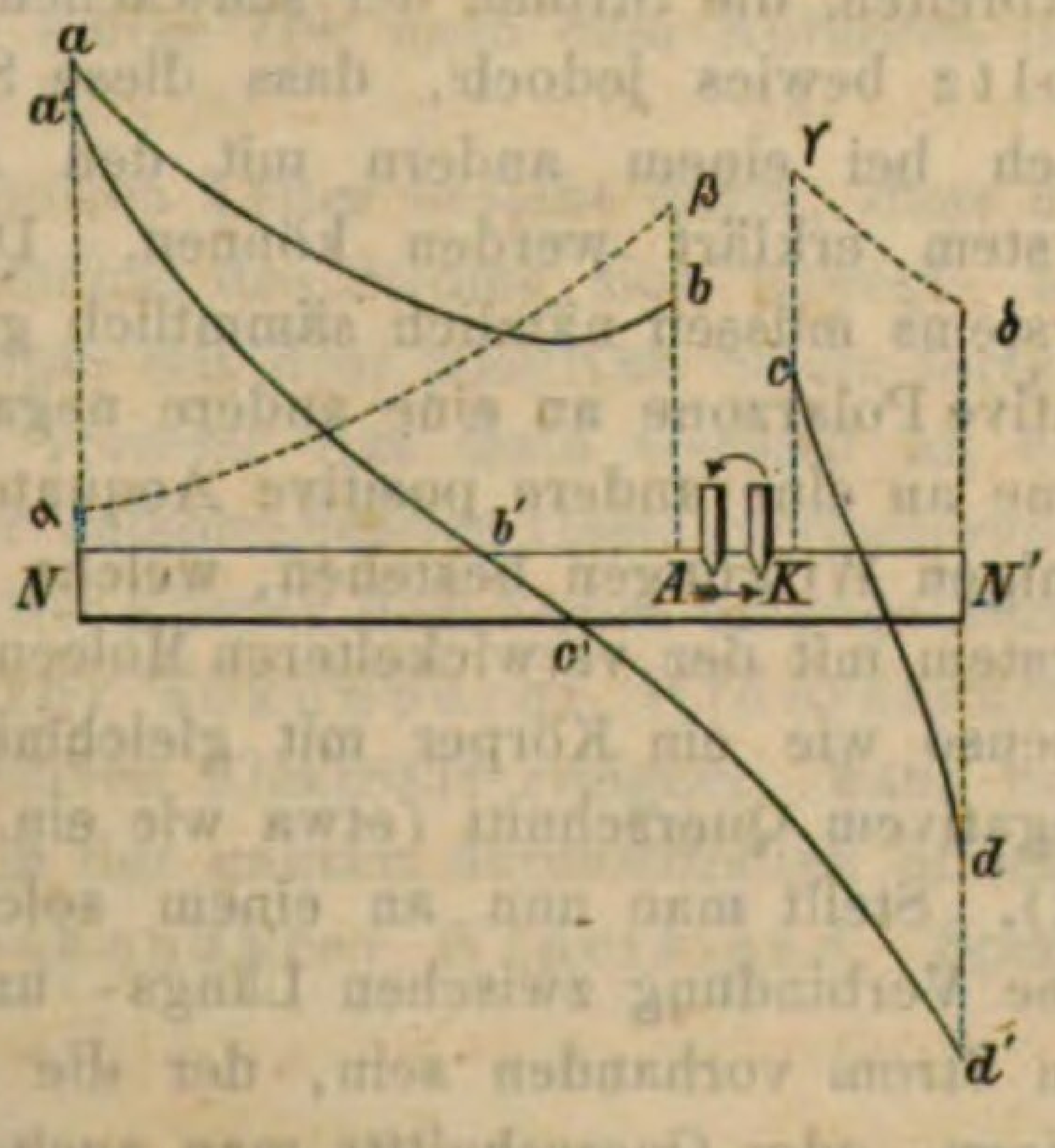


Fig. 69.

Zur Erklärung des elektrotonischen Zuwachses kann man sich wieder jedes peripolare Molecül in zwei dipolare zerlegt denken (Fig 66). Setzt man nun voraus, dass in einem solchen System jedes Molecül drehbar sei, so wird bei der Einwirkung des elektrischen Stromes zwischen den Elektroden eine Vertheilung eintreten müssen, wie sie ähnlich in jedem von einem Strom durchflossenen Elektrolyten stattfindet: jedes Molecül wird seinen positiven Pol dem negativen des constanten Stroms und seinen negativen Pol dem positiven des constanten Stroms zukehren Nur wird, da die Molecüle unseres Systems an und für sich schon elektromotorische Kräfte besitzen, zu erwarten sein, dass einerseits die secundär-elektrische Wirkung stärker ausfällt als in einem gewöhnlichen Elektrolyten, und dass anderseits doch auch das Gewebe in demjenigen Sinne wirksam zu sein fortfährt, in welchem es vor der Einwirkung des constanten Stromes wirksam war. Man kann sich dies versinnlichen, indem man sich die einzelnen Molecüle so gedreht denkt, dass sie nicht vollständig in die dipolare Anordnung übergeführt sind, sondern zwischen dieser und der peripolaren Anordnung die Mitte halten. Beim Muskel beschränkt sich die innere Polarisation, die wir als Uebergang des Systems in die dipolare Anordnung deuten, wie bei andern Elektrolyten auf die zwischen den Polen gelegene Strecke. Beim Nerven dagegen pflanzt sie sich mit abnehmender Stärke über die Pole hinaus fort. Die Fig. 70 versinnlicht uns hiernach die neue Anordnung der Molecüle, wenn der constante Strom in der Richtung des oberen Pfeils geht. Da übrigens der Nervenstrom noch neben dem Elektrotonus wirksam ist, so müssen wir uns in Wirklichkeit eine Stellung der Molecüle denken, bei der sie zwischen der hier und der in Fig. 66 dargestellten Lage die Mitte halten.

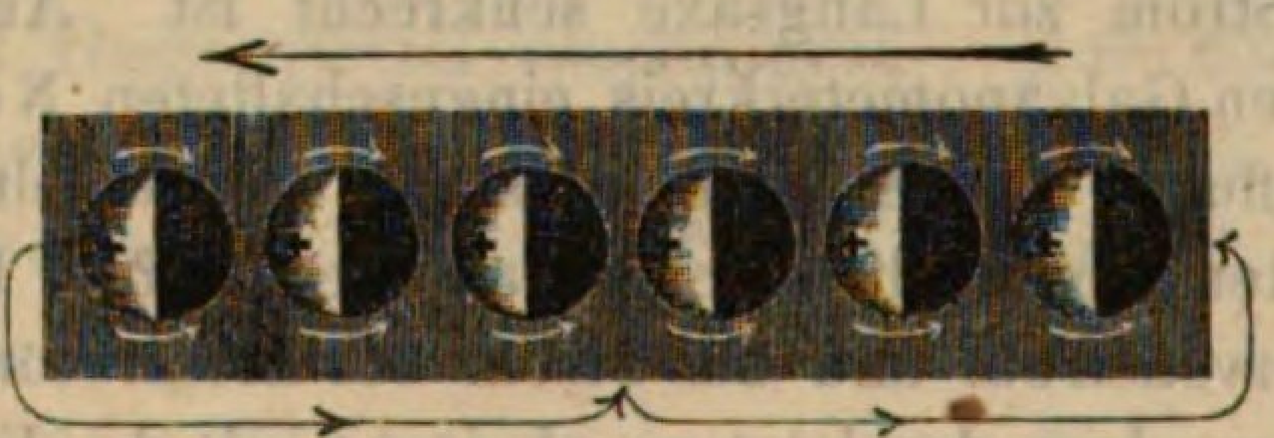


Fig. 70

Die eingehendere Analyse eines Systems elektromotorischer Molecüle, wie es die oben entwickelte Hypothese in den Nerven und Muskeln voraussetzt, ist von du Bois-Reymond und Helmholtz gegeben worden. Der Erstere hatte geglaubt, dass auch die schwachen Ströme des Längs- und Querschnitts aus der an genommenen Anordnung sich erklären liessen. Da wir uns nämlich die elektrischen Molecüle sämmtlich in einen unwirksamen Leiter eingebettet denken müssen, so glaubte du Bois aus den Stromescurven, die sich in diesem unwirksamen Leiter verbreiten, die Ströme der schwachen Anordnungen herleiten zu können. Helmholtz bewies jedoch, dass diese Ströme weder bei dem hier vorausgesetzten noch bei einem andern mit den sonstigen Erscheinungen übereinstimmenden System erklärt werden können. Die elektrischen Wirkungen im Innern des Systems müssen nämlich sämmtlich gegenseitig sich aufheben, da immer eine negative Polarzone an eine andere negative Polarzone und eine positive Aequatorialzone an eine andere positive Aequatorialzone anstösst, und es bleiben nur diejenigen Wirkungen bestehen, welche der Oberfläche des Ganzen angehören. Das System mit der verwickelteren Molecularanordnung verhält sich daher nach aussen ebenso wie ein Körper mit gleichmässig positiver Oberfläche und gleichmässig negativem Querschnitt (etwa wie ein kupferner Cylinder, dessen Mantel verzinkt ist). Stellt man nun an einem solchen Körper mittelst eines leitenden Bogens eine Verbindung zwischen Längs- und Querschnitt her, so muss in dem Bogen ein Strom vorhanden sein, der die gleiche Intensität besitzt, welche Stelle des Längs- oder Querschnittts man auch berührt hat, da der elektrische Gegensatz

immer der nämliche bleibt. Zwischen zwei Punkten des Längsschnitts oder des Querschnitts allein wird dagegen niemals ein Strom entstehen können. Dies ändert sich jedoch, wenn die elektromotorischen Kräfte der einzelnen Molecüle in ungleichem Maasse abnehmen, wie dies für die thierischen Theile äusserst wahrscheinlich ist. Man muss übrigens zur Erklärung der Gesetzmässigkeit der angeführten Abweichungen annehmen, dass auch jenes Absterben mit einer gewissen Gesetzmässigkeit geschieht, dass namentlich immer die in der Nähe des Aequators gelegenen Elemente länger ihre elektromotorischen Kräfte bewahren, als die davon ferner gelegenen, eine Annahme, die mit der Thatsache, dass die Gewebe von den Querschnitten aus abzusterben pflegen, übereinstimmt. Aehnliche Abweichungen könnten entstehen, wenn in dem System die elektromotorischen Kräfte der einzelnen Molecüle etwa durch die sie umkreisenden Ströme verändert würden. An einem Schema aus peripolaren Zinkkupfermolecülen, an welchem du Bois ebenfalls die Ströme der schwachen Anordnung beobachtete, ist die Abweichung von der Theorie wahrscheinlich durch die letztgenannte Ursache bedingt*).

Der Elektrotonus des Nerven und Muskels findet sein Analogon in denjenigen Erscheinungen, welche an allen feuchten porösen Körpern beim Durchleiten eines constanten Stromes auftreten. Da die feuchten porösen Körper aus einem festen Gerüste bestehen, in dessen Maschen Flüssigkeit eingeschlossen ist, so bieten sie im Allgemeinen dem elektrischen Strom zwei Wege dar, den Weg durch die Flüssigkeit und den Weg durch das feste Gerüste. Ist der Widerstand der Flüssigkeit so gross, dass derjenige des Gerüstes dagegen verschwindet, so leitet bloss das letztere, und der Strom durchsetzt den Körper wie ein Metall. Ist umgekehrt der Widerstand des Gerüstes so gross, dass derjenige der Flüssigkeit dagegen verschwindet, so leitet allein diese, es scheiden sich nun, wie bei der Leitung durch blosse Flüssigkeiten, an den Elektroden die Jonen aus und bewirken einen den ursprünglichen Strom schwächenden Strom von entgegengesetzter Richtung (äussere Polarisation). Ist dagegen, wie es meistens bei den feuchten organischen Geweben vorkommt, der Widerstand der Flüssigkeit und des festen Gerüstes nicht so sehr verschieden, so leiten beide den Strom: nun verhalten sich aber, da ja die festen Theile ähnlich den Metallen leiten, je zwei einander benachbarte, durch Flüssigkeit getrennte Gerüsttheile ähnlich den Elektroden; an dem Theilchen, von welchem aus der positive Strom in die zwischenliegende Flüssigkeit tritt, scheiden positive Jonen, an dem andern, in welches der Strom tritt, scheiden negative Jonen sich aus, es entsteht so durch die ganze Länge des Leiters eine innere Polarisation, welche gleich der äussern noch einige Zeit nach dem Aufhören des Stroms andauert.

Eine weitere Eigenschaft der feuchten porösen Leiter besteht darin, dass die in ihnen enthaltene Flüssigkeit unter dem Einfluss des Stroms sich bewegt: sie wird, wie die leitenden Flüssigkeiten überhaupt, mit dem positiven Strom fortgeführt (vgl. med. Physik §. 325). Dadurch verarmt das feste Gerüste an der Stelle der positiven Elektrode, meistens unter entsprechender Gestaltveränderung, an Flüssigkeit, und der Widerstand, welchen der Körper dem Strom entgegensetzt, wird an dieser Stelle vergrössert (äusserer sekundärer Widerstand). Derselbe Vorgang, der sich hier an der positiven Elektrode ereignet, kann nun aber auch, ähnlich der innern Polarisation, in der ganzen durchströmten Strecke vorkommen: es entsteht so ein innerer sekundärer Widerstand. Schon

*) Helmholtz, Poggend. Annalen Bd. 85.

du Bois hat am Nerven äusseren sekundären Widerstand nachgewiesen. H. Munk hat dann gefunden, dass die ganze intrapolare Nervenstrecke und die den Elektroden nahegelegenen extrapolaren Stellen vom Moment der Schliessung des Stroms an stetige Veränderungen des Widerstandes zeigen. Im Moment der Schliessung erfolgt an der Stromeintrittsstelle Verarmung an Flüssigkeit und Widerstandsvermehrung, in der übrigen Nervenstrecke Flüssigkeitszunahme und Abnahme des Widerstandes, der Gesammtwiderstand der durchströmten Stelle aber nimmt anfangs ab, um dann mit beschleunigter Geschwindigkeit zu wachsen. Nach der Unterbrechung des Stroms gleichen sich diese Veränderungen, die im Allgemeinen mit der Intensität und Dauer der Ströme zunehmen, rasch wieder aus. Die angegebenen Widerstandsveränderungen erstrecken sich continuirlich über die Elektroden hinaus, so dass der Widerstand jenseits der positiven Elektrode vergrössert, jenseits der negativen verringert ist. Analoge Erscheinungen werden am Muskel beobachtet. An frischen Muskelbündeln ist die der Schliessung des Stroms folgende Bewegung von der positiven zur negativen Elektrode unmittelbar wahrzunehmen; bei länger dauernder Wirkung entsteht an der Kathode eine gallertige Anschwellung, an der Anode eine Verjüngung. Nach eingetretener Starre nehmen die Bewegungserscheinungen beträchtlich ab (Kühne, du Bois)*).

Zur Untersuchung der Gesetze des Nerven- und Muskelstroms muss eine sehr empfindliche stromprüfende Vorrichtung in den Schliessungsbogen, welcher den Strom von den ungleichartigen Punkten des Nerven oder Muskels ableitet, eingeschaltet werden. Zugleich sind die gewöhnlich für derartige Zwecke benützten metallischen Schiessungsbogen an ihren das Gewebe berührenden Enden durch feuchte Leiter zu ersetzen, damit nicht das Gewebe durch die elektrolytischen Zersetzungsproducte, die sich stets an den in einen Stromeskreis eingeschalteten Metallenden abscheiden, chemisch angegriffen werde. Endlich ist es höchst zweckmässig, wenn man als Flüssigkeit, durch welche die Berührung der Metalle mit den thierischen Theilen vermittelt wird, die Lösung eines dem betreffenden Metall angehörigen Salzes wählt, so dass also z. B. Zinkenden in Zinkvitriollösung tauchen und erst diese Lösungen vermittelst einer weiteren zwischengeschobenen Flüssigkeit, die den Nerven nicht verändert, mit dem letztern in Berührung kommen. Man bezweckt hiermit überhaupt die Ausscheidung elektrolytischer Zersetzungsproducte in dem ganzen Kreis, in welchem der Nerven- oder Muskelstrom wirkt, zu verhüten, weil jede solche Ausscheidung einen so genannten Polarisationsstrom in einer dem ursprünglichen Strom entgegengesetzten Richtung erzeugt, der namentlich alle messenden Untersuchungen völlig unmöglich macht. Die in der Fig. 71 dargestellte neuerdings von du Bois-Reymond benützte Vorrichtung erfüllt die angegebenen Forderungen. Dieselbe besteht aus den Zuleitungsgefässen Z Z' mit den Bäuschen B B', aus dem Galvanometer G und aus den jene mit diesem verbindenden Kupferdrähten D. Die Zuleitungsgefässe Z Z' bestehen aus amalgamirtem Zink und werden mit Zinkvitriollösung gefüllt, sie sind aussen überfirnisst, stehen auf isolirenden Unterlagen u und sind mit Handhaben h versehen. Durch die Metallklemmen k werden sie mittelst der beiden Kupferdrähte D mit dem Galvanometer G verbunden. Die Bäusche B B' bestehen

*) Du Bois-Reymond, Berliner Monatsber. 1856, 1859 u. 1860. Kühne, Müller's Archiv 1860. H. Munk, Untersuchungen über das Wesen der Nervenerregung, Bd. 1. Leipzig 1868.

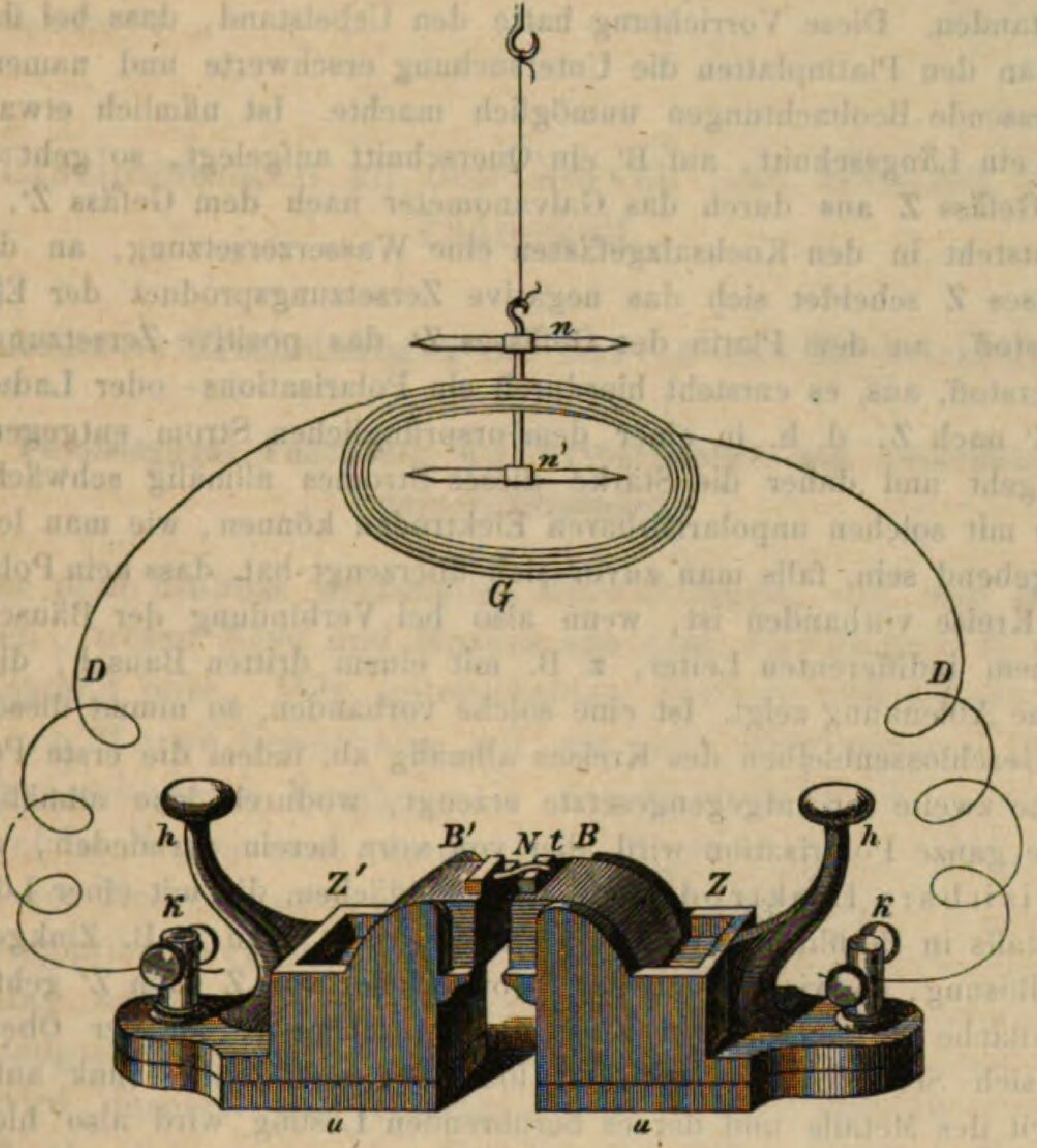


Fig 71.

aus zusammengelegtem Filtrirpapier, das mit Zinkvitriollösung getränkt ist. Da die letztere nicht mit den thierischen Theilen in Berührung kommen darf, so kommen auf die Bäusche kleine Thonklötzchen t, die mit verdünnter Kochsalzlösung durchfeuchtet sind, auf diese Klötzchen wird dann der Nerv N oder der Muskel mit den abzuleitenden Punkten aufgelegt. Zur Nachweisung der Gesammtströme wird entweder der enthäutete Frosch oder der unversehrte Frosch, nachdem man zuvor seine Haut, um die Positivität der Querschnitte zu zerstören, mit Kochsalzlösung bepinselt hat, auf die Zuleitungsbäusche gebracht. Bei der Auflegung des nicht enthäuteten Frosches wirkt oft der Umstand störend ein, dass in der Haut selbst schwache elektromotorische Kräfte ihren Sitz haben (§. 25). Das Galvanometer muss für thierisch-elektrische Versuche von hoher Empfindlichkeit sein, es bedarf hierzu vieler (20 — 30,000) Windungen eines dünnen und wohl isolirten Kupferdrahts und eines Nadelpaars n n' von möglichst langsamer Schwingungsdauer. Zu diesem Zweck müssen die beiden mit den gleichen Polen entgegengesetzt gerichteten Magnetnadeln möglichst gleich magnetisch sein, es heben dann die über einander liegenden ungleichen Pole die Einwirkung des Erdmagnetismus nahezu auf. Ein auf diese Weise astatisch gemachtes Nadelpaar wird, weil es nur noch durch eine sehr geringe Richtkraft im magnetischen Meridian gehalten ist, durch die schwächsten Ströme schon abgelenkt. Ueber weitere Vorrichtungen und Methoden vergl. med. Physik § 328 u. 340.

Bei seinen früheren Untersuchungen benützte du Bois statt der Zinkgefässe mit Kochsalzlösung gefüllte Glasgefässe und mit Kochsalzlösung getränkte Bäusche.

In diesen Gefässen befanden sich Platinplatten, die mit dem Galvanometer in Verbindung standen. Diese Vorrichtung hatte den Uebelstand, dass bei ihr die Polarisation an den Platinplatten die Untersuchung erschwerte und namentlich genauere messende Beobachtungen unmöglich machte. Ist nämlich etwa auf den Bausch B ein Längsschnitt, auf B′ ein Querschnitt aufgelegt, so geht ein Strom von dem Gefäss Z aus durch das Galvanometer nach dem Gefäss Z′, in Folge dessen entsteht in den Kochsalzgefässen eine Wasserzersetzung, an dem Platin des Gefässes Z scheidet sich das negative Zersetzungsproduct der Elektrolyse, der Sauerstoff, an dem Platin des Gefässes Z′ das positive Zersetzungsproduct, der Wasserstoff, aus, es entsteht hierdurch ein Polarisations- oder Ladungsstrom, der von Z′ nach Z, d. h. in einer dem ursprünglichen Strom entgegengesetzten Richtung geht und daher die Stärke dieses Stromes allmälig schwächt. Beobachtungen mit solchen unpolarisirbaren Elektroden können, wie man leicht sieht, nur massgebend sein, falls man zuvor sich überzeugt hat, dass kein Polarisationsstrom im Kreise vorhanden ist, wenn also bei Verbindung der Bäusche B und B′ mit einem indifferenten Leiter, z. B. mit einem dritten Bausch, die Magnetnadel keine Ablenkung zeigt. Ist eine solche vorhanden, so nimmt dieselbe durch längeres Geschlossenbleiben des Kreises allmälig ab, indem die erste Polarisation wieder eine zweite ihr entgegengesetzte erzeugt, wodurch jene allmälig zerstört wird. Die ganze Polarisation wird aber von vorn herein vermieden, wenn man unpolarisirbare Elektroden, d. h. Metallflächen, die mit einer Lösung desselben Metalls in Berührung stehen, anwendet. Hat man z. B. Zinkgefässe mit Zinkvitriollösung, so wird, wenn der Strom wieder von Z nach Z′ geht, an der Metalloberfläche Z metallisches Zink niedergeschlagen, an der Oberfläche Z′ scheidet sich Schwefelsäure aus und löst hier metallisches Zink auf, die Beschaffenheit des Metalls und der es berührenden Lösung wird also hier niemals verändert.

Auf noch weit einfachere Weise als mittelst des Galvanometers lässt sich der Nerven- oder Muskelstrom mit Hülfe des sogenannten stromprüfenden Froschschenkels, d. h. eines andern Nerven und seines zugehörigen Muskels, nachweisen. Da nämlich, wie wir später sehen werden, der Muskel in Zuckung geräth, wenn ein elektrischer Strom auf seinen Nerven einwirkt (s. §. 163), so entsteht auch eine solche Zuckung im Moment, wo man mittelst des Nerven Längs- und Querschnitt der elektromotorisch wirksamen thierischen Theile mit einander verbindet. Diese Zuckung, die schon längst bekannt ist, führt in der Geschichte des Galvanismus den Namen der „Zuckung ohne Metalle“. Sie ist natürlich nur dann zu beobachten, wenn die elektromotorische Wirksamkeit der thierischen Theile nicht zu gering ist, und daher dem empfindlichen Galvanometer gegenüber ein ziemlich unvollkommenes Prüfungsmittel. Auch der Elektrotonus lässt sich mit dem stromprüfenden Froschschenkel nachweisen. Im Moment wo der constante Strom durch eine Nervenstrecke geschlossen wird, geräth nämlich der Muskel des mit irgend einer andern entfernten Nervenstrecke in Berührung stehenden stromprüfenden Nerven in Zuckung. Man bezeichnet diese durch den elektrotonischen Zuwachs entstehende Zuckung als secundäre Zuckung vom Nerven aus (im Gegensatz zur secundären Zuckung vom Muskel aus s. §. 168). Eine besondere Form dieser Zuckung ist die von du Bois sogenannte paradoxe Zuckung. Diese besteht darin, dass, wenn ein Nervenstamm in zwei Aeste A und B sich spaltet, bei der Reizung von A nicht bloss der zu A gehörige sondern auch der zu B gehörige Muskel zuckt. Man nennt diese Zuckung paradox,

weil sie dem Gesetz der isolirten Leitung in der Nervenfaser (§. 162) zu widersprechen scheint *).

2. Die Erscheinungen an den Nerven und Muskeln bei ihrer Thätigkeit.

A. Aeussere Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit.

§. 162. Physiologische Functionen der Nervenelemente und Muskelfasern. Reizungserscheinungen.

Unter dem Einfluss bestimmter Einwirkungen, die wir als Reize bezeichnen, treten Nerv und Muskel aus dem ruhenden in den thätigen Zustand über. Wir unterscheiden innere und äussere Reize. Als innere Reize bezeichnen wir die nach ihrer näheren Beschaffenheit noch unerkannten Vorgänge in den Centralorganen und Ganglien, durch welche Nerven und durch diese Muskeln oder andere Anhangsapparate des Nervensystems (Drüsen, Sinnesorgane) in den erregten Zustand übergeführt werden. Die Centralapparate, die solche innere Reize entwickeln, nennt man automatische Centralorgane, und die von ihnen erzeugte Erregung der Nerven und ihrer peripherischen Anhangsgebilde wird darnach der Reizung durch äussere Einwirkungen gegenüber auch als automatische Erregung unterschieden. Stets bilden, so viel wir wissen, Nervenzellen die Ausgangspunkte dieser Erregung. Die bekanntesten Erscheinungen, welche durch automatische Erregung verursacht werden, sind die willkürlichen und die instinctiven Bewegungen. Doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass noch andere vom Nervensystem abhängige Vorgänge, Secretionen, Bewegungshemmungen u. s. w., zuweilen durch dieselbe Art der Erregung zu Stande kommen. Aeussere Reize sind nicht im Thierkörper erzeugte sondern von aussen denselben treffende physikalische und chemische Agentien, die bei ihrer Wirkung auf den Nerven oder auf Organe, die mit dem Nerven in Zusammenhang stehen (Muskeln, Drüsen, Centralorgane), Erregung verursachen. Wir können zwei Kategorieen äusserer Reize unterscheiden: 1) die natürlichen Sinnesreize (Tasteindruck, Wärme, Licht, Schall, Geschmacks- und Geruchsreize), welche vermittelst der Wirkung auf besondere Endapparate, die Sinnesorgane, Nervenerregung verursachen, dabei kann aber jedes Sinnesorgan entweder nur durch be-

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 1 und 2, Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1863 u. 66 und Ber. der Berliner Akademie seit 1856. Die ältere Literatur ist vollständig gesammelt in dem oben citirten Werk von du Bois-Reymond.

stimmte (specifische) Reize in Erregung gebracht werden oder, wo es auch auf andere Reize reagirt, da spricht es in der jenem adäquaten Reiz entsprechenden Form an: so ist das Licht der adäquate Reiz für die vermittelst des Auges eingeleitete Erregung des Sehnerven, der Schall der adäquate Reiz für die natürliche Erregung des Hörnerven u. s. w. 2) Die *allgemeinen Nervenreize*. So nennen wir alle jene physikalischen und chemischen Agentien, welche Nerven jeder Art (sensible, motorische u. s. w.) durch *directe* Einwirkung auf dieselben, ohne dass es besonderer Uebertragungsorgane bedürfte, in Erregung versetzen. Die allgemeinen Nervenreize sind in der Regel zugleich Muskelreize, indem sie, direct auf den Muskel angewandt, diesen ebenfalls in Erregung bringen. Die *mechanische*, *chemische*, *thermische* und *elektrische* Reizung gehören hierher. So lange sie diesen Zustandswechsel erfahren können, bezeichnen wir die Nerven und Muskeln als *reizbar* oder *erregbar*, und je geringer die Intensität des Reizes ist, die den Wechsel herbeiführt, um so grösser nennen wir ihre Erregbarkeit.

Der Uebergang in den thätigen Zustand gibt sich am *Muskel* durch die eintretende Zusammenziehung kund. Ist diese rasch vorübergehend, so bezeichnet man sie als *Zuckung*. Dauert sie länger, so dass ein Gewicht eine Zeit lang in der Höhe gehalten wird, so nennt man sie entweder eine *tonische* oder eine *tetanische* Contraction. Beide unterscheiden sich dadurch, dass der *Tonus* als eine in's unbestimmte *verlängerte* Zuckung betrachtet werden kann, während der *Tetanus* eine aus sehr vielen Einzelzuckungen *summirte* Zusammenziehung ist: der tetanische Muskel befindet sich daher in Schwingungen, der tonische Muskel nicht. Am Nerven verräth sich der thätige Zustand durch kein unmittelbar ohne feinere Hülfsmittel an ihm wahrzunehmendes Kennzeichen. Wir können aber auf jenen Zustand schliessen aus den sinnlich wahrnehmbaren Effecten, die er in den Organen, mit welchen die Nerven in Verbindung stehen, hervorbringt. Diese Organe sind: 1) *Sensible Centralorgane*, sie bestehen so viel bekannt immer aus Nervenzellen, der Erfolg der ihnen durch den Nerven zugeleiteten Erregung ist die *Empfindung*, die mit ihnen in Verbindung stehenden Nerven sind die *sensibeln* oder *Empfindungsnerven*. 2) und 3) *Muskeln* und *Drüsen*, die ihnen durch den Nerven zugeführte Erregung äussert sich dort als *Zuckung*, hier als *Secretion*. Die durch ihre Erregung diese Vorgänge einleitenden Nerven werden dort *motorische*, hier *secretorische* Nerven genannt. Ausser ihnen können zu muskulösen und, wie es scheint, auch zu drüsigen Organen sich Nerven begeben, deren Erregung nicht Zuckung oder Secretion sondern *Hemmung* vorhandener Zuckungen oder stattfindender Absonderungen zur Folge hat: man nennt sie *hemmende* Nerven. Ueber die Verbindung der Nerven mit Muskeln vergl. §. 158, in den Drüsen ist die Endigung nur in einzelnen Fällen ermittelt, s. §. 71. Auf welche Art der Ver-

knüpfung der Nerven mit diesen Organen die Hemmung beruht, ist noch unbekannt. Höchst wahrscheinlich ist es, dass dieselbe stets nur vermittelst zwischengeschobener Nervenzellen (Hemmungsganglien) zu Stande kommt. 4) Reflexorgane. Auch hier sind die wesentlichen Elementartheile Nervenzellen. Das Kennzeichen eines Reflexorgans besteht darin, dass dasselbe Nerven, die mit disparaten peripherischen Organen in Verbindung stehen, mit einander verknüpft. Auf diese Weise können folgende Verknüpfungen hergestellt werden: a) sensibler mit sensibeln Fasern, der Erfolg der Nervenerregung ist Mitempfindung; b) sensibler mit motorischen Fasern, die gewöhnlichste Verknüpfungsweise, Erfolg Reflexbewegung; c) sensibler mit secretorischen Fasern, Erfolg reflectorische Secretion; d) sensibler mit hemmenden Fasern, Erfolg Hemmung einer Muskelbewegung oder einer Secretion (Hemmungsreflex). Endlich können noch die erregenden Centralapparate unter einander verknüpft sein, wodurch die automatische oder reflectorische Erregung auf benachbarte Nervenzellen überspringt und Miterregung (Mitbewegung, Mitabsonderung) hervorruft.

Die Verschiedenheit der Erfolge, welche in diesen einzelnen Fällen die Erregung der Nerven herbeiführt, ist jedoch nicht durch eine specifische Verschiedenheit der Nerven selber verursacht. Vielmehr stimmen, wie wir sehen werden, die Erregungsvorgänge in den sensibeln, motorischen, secretorischen Nerven u. s. w., vollständig überein, und hängt es nur von den centralen und peripherischen Gebilden (Nervenzellen, Sinnesorganen u. s. w.), mit welchen der Nerv verknüpft ist, ab, ob seine Erregung Empfindung, Muskelzuckung, Secretion oder aber Hemmung eines solchen Vorgangs zur Folge hat.

Die Verknüpfung des Nerven mit centralen und peripherischen Endorganen ist ausser für die Erfolge der Reizung für die Ernährung des Nerven selbst und seiner Anhangsorgane von Bedeutung. Der peripherische Abschnitt einer jeden Nervenfaser, die von der Nervenzelle, aus welcher sie entspringt, getrennt wird, wandelt von der Trennungsstelle an allmällig, während ihr Inhalt zuerst verfettet und dann schwindet, in einen Strang gewöhnlichen Bindegewebes sich um, falls nicht durch eine vom centralen Stumpf ausgehende Regeneration die Leitung wiederhergestellt wird. Mit der Umwandlung des Nerven entsteht aber zugleich eine Veränderung der peripherischen Organe, mit welchen er in Verbindung steht. Stets führt diese Veränderung, wie am Nerven, zu einer Aufhebung der Function der Organe und endlich zu völligem Schwund derselben, während andere Gewebselemente (Bindegewebe, Fett) an ihre Stelle treten.

Die Veränderungen in dem peripherischen Theil durchschnittener oder unterbundener Nerven beginnen mit dem Zerfallen und der Verfettung der Markscheide; erst später zerfällt auch der Axencylinder, und trifft man dann die ganze Nerven-

röhre erfüllt von Fettkörnchen; gleichzeitig wuchert das Neurilemma, bis, unter allmäligem Schwund des Fettinhalts der Nervenröhren, der ganze Nerv in einen Bindegewebsstrang umgewandelt ist. Wo Regeneration stattfindet, wachsen von dem centralen Stumpf aus zunächst die Axencylinder in das untere Nervenstück hinein. Ist der durchschnittene Nerv motorisch, so degenerirt gleichzeitig der zugehörige Muskel, indem zuerst die Kerne sich vermehren und dann eine Fettmetamorphose (wachsartige Degeneration) des ganzen Sarkolemmainhalts eintritt. Diese Veränderungen erfolgen auch dann, wenn der Muskel durch öftere Reize in Function erhalten wird. Veränderungen analoger Art beobachtet man an Drüsen und Sinnesorganen, deren Nerven durchschnitten wurden*). Nach Durchschneidung des Trigeminus in der Schädelhöhle entzündet sich die Schleimhaut der von ihm versorgten Theile, Nase, Mundhöhle, Conjunctiva, die Hornhaut trübt sich durch Exsudatbildung (Magendie, Schiff). Vielfach hat man diese sämmtlichen Erscheinungen durch die Annahme besonderer nutritiver Nerven erklärt, die sich zu allen Organen, auch zu den Nerven begeben sollen. Auf solche nutritive Nerven werden dann auch die bei andauernder Reizung mancher Nervenstämme eintretenden Entzündungen und Exsudatbildungen peripherischer Organe zurückgeführt (Samuel). Da nun nach der Nervendurchschneidung die sämmtlichen in einem Stamm gelegenen Nervenfasern degeneriren, so muss man bei dieser Annahme immerhin voraussetzen, dass die s. g. nutritiven Nerven selbst schon in Folge der blosen Trennung vom Centralorgan sich verändern. Dann liegt aber kein Grund vor, dies nicht auch für die übrigen Nerven vorauszusetzen, und es wird wenigstens für die Nerven selbst die Annahme nutritiver Fasern mehr als überflüssig. Aber auch in Bezug auf die peripherischen Organe scheint uns jene Annahme nicht zureichend begründet. Der Nachweis, dass solche nutritive Veränderungen nur bei der Reizung oder Durchschneidung bestimmter Nerven auftreten, ist bis jetzt nicht geliefert. Aus den Beobachtungen Samuels scheint zwar hervorzugehen, dass manche Nerven, namentlich solche, die aus Ganglien entspringen, einen intensiveren Einfluss auf die Ernährung der von ihnen versorgten Gewebe besitzen als andere, anderseits scheint uns aber der Einfluss der Durchschneidung auf den Nerven selbst dafür zu sprechen, dass diese Function jedem mit centralen Apparaten in Verbindung stehenden Nerven zukommt. Nach den Aufschlüssen, welche die neuere Histologie über die Endigung der Nerven in Sinnesorganen, Muskeln, Drüsen gegeben hat, ist es überdies wohl denkbar, dass die Integrität des Nerven für die Erhaltung der Structur der Organe ein wesentliches Erforderniss ist, wenn uns auch allerdings die nähere Einsicht in den hier vorliegenden Zusammenhang noch mangelt**).

Wenn der Zusammenhang eines Nerven nicht vollständig getrennt, sondern bloss durch starke Compression die Leitung in demselben gestört wird, so pflegen sich die Axencylinder in dem peripherischen Theil zu erhalten, während die Markscheide mehr oder weniger die oben beschriebenen Metamorphosen zeigt. Von Schiff ist zuerst beobachtet worden, dass solche gequetschte Nerven die Willensimpulse oder Reize, die oberhalb der Compressionsstelle einwirken, vollkommen normal zu den Muskeln leiten, während die Erregbarkeit für Reize, die unterhalb

*) Waller, comptes rend. t. 33, 34, 35. Schiff, Arch. f. phys. Heilk. 1852 und Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 7. Lent, ebend. Wundt, Dissert. Heidelberg 1856.

**) Schiff, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems, Frankfurt 1855. Samuel, die trophischen Nerven, Leipzig 1860.

der gequetschten Stelle auf den Nerven einwirken, ausserordentlich vermindert ist. Schiff hat dies darauf bezogen, dass die Aufnahmsfähigkeit und die Leitungsfähigkeit von einander unabhängige Functionen der peripherischen Nerven seien. Es wäre aber doch wohl zunächst zu prüfen, ob nicht andere Momente, z. B. die Zunahme des galvanischen Leitungswiderstandes in dem degenerirenden Nervenstück, die Reizbarkeit durch elektrische Ströme herabsetzen, um so mehr als, wie Erb beobachtete, die Reizbarkeit für mechanische Erregungen erhalten bleibt*).

Da es sich hier nicht um die speciellen Functionen der einzelnen Nerven oder Muskeln, sondern um die allgemeinen Erscheinungen der Nerven- und Muskelthätigkeit handelt, so ziehen wir im folgenden nur die allgemeinen Nerven- und Muskelreize in Betracht. Die specifischen Sinnesreize werden in der Physiologie der Sinnesempfindungen, die automatischen Erregungen in der Physiologie der Centralorgane abgehandelt werden. Ferner werden wir vorwiegend diejenigen Nerven und Muskeln berücksichtigen, bei welchen der Uebertritt in den thätigen Zustand sich leicht durch äussere Kennzeichen verräth; auf die Untersuchung der secretorischen und Empfindungsnerven sowie der glatten Muskelfasern wird daher nur insoweit eingegangen, als es zur Feststellung etwaiger Unterschiede von den Bewegungsnerven und von den quergestreiften Muskelfasern erforderlich ist. In allen andern Fällen dient der Bewegungsnerv mit dem ihm zugehörigen Muskel als Untersuchungsobject. Die Berechtigung den letztern zu verallgemeinernden Schlüssen zu benützen entnehmen wir aus der im Verlauf dieses Capitels erst näher zu begründenden Uebereinstimmung in den wesentlichen Functionen sämmtlicher Nerven- und Muskelfasern. Man bevorzugt den Bewegungsnerven und quergestreiften Muskel, weil eine Muskelzuckung nicht nur am leichtesten objectiv sich beobachten sondern auch messen lässt und dadurch eine Messung der Reizbarkeit eines Nerven oder Muskels und der Wirksamkeit eines Reizes möglich macht, während es grosse Schwierigkeiten hat, die Intensität einer Empfindung quantitativ zu bestimmen, die Reflexbewegung aber ausser von der Beschaffenheit des zu untersuchenden Nerven oder Reizes auch von dem Zustand des Centralorgans abhängt, in welchem die Reflexübertragung stattfindet.

Zur qualitativen Untersuchung oder nur ungefähren quantitativen Schätzung der Reizbarkeit des Nerven benützt man gewöhnlich den sogenannten strom-prüfenden Froschschenkel; es ist dies der Unterschenkel und Fuss des Frosches nebst dem damit zusammenhängenden Hüftnerven. Zu messenden Beobachtungen bedient man sich dagegen des s. g. Nervmuskelpräparats, d. h. des Wadenmuskels mit anhängendem Hüftnerven; man lässt den Muskel an seiner obern Insertion mit einem Stück Knochen, das man zur Fixation benützt, in Verbindung, unten hingegen befestigt man an der Sehne einen leichten einarmigen Hebel mit einem vorn befestigten Stifte, der die Zuckungen des Muskels vergrössert auf eine berusste Glasplatte oder auf den Cylinder des Kymographions aufschreibt. Zur Untersuchung der Reizbarkeit des Muskels ist wegen des parallelen Verlaufs seiner Fasern der von Kühne zuerst vorgeschlagene musculus sartorius des Frosches am zweckmässigsten; auch von diesem Muskel kann man die Zuckungshöhen in ähnlicher Weise unmittelbar aufzeichnen lassen.

*) Schiff, Lehrb. der Physiol. Bd. 1, Zeitschr. f. rat. Med., 1868. Erb, deutsches Archiv 1868.

§. 163. Elektrische Reizung.

Nerv und Muskel verhalten sich gegen den elektrischen Strom wesentlich verschieden, je nachdem derselbe als constanter Strom oder in der Form einzelner elektrischer Schläge von sehr kurzer Dauer auf sie einwirkt.

1) Reizung durch den constanten Strom. Ihre Wirkung richtet sich theils nach der Beschaffenheit der reizbaren thierischen Theile theils nach der Intensität des Stroms.

a) Beschaffenheit der reizbaren Theile. Auf die Bewegungsnerven wirkt der constante Strom im Allgemeinen bloss bei seinem Entstehen und Verschwinden, indem er eine rasch vorübergehende Schliessungs- und Oeffnungszuckung des zugehörigen Muskels bewirkt; während seiner Dauer ist er ohne Wirkung, nur Ströme von einer gewissen mässigen Intensität machen, wie wir unten sehen werden, hiervon eine Ausnahme. Auf die Empfindungsnerven wirkt der constante Strom bei seinem Entstehen und Verschwinden am stärksten, aber auch während seines Geschlossenseins erzeugt er eine dauernde Empfindung von geringerer Intensität. Ebenso ist der constante Strom auf die Muskeln bei der Schliessung und Oeffnung von vorwiegender Wirkung, während des Geschlossenseins der Kette bleibt der vom Strom durchflossene Muskel in schwächerer tonischer Zusammenziehung. Je mehr die in dem Muskel vorhandenen Nervenenden unwirksam geworden sind, um so weniger erhebt sich die Schliessungs- und Oeffnungszuckung des direct gereizten Muskels über die dauernde Contraction, und der Muskel allein, bei völliger Lähmung der in ihm enthaltenen Nerven, reagirt auf den constanten Strom nur durch eine constante Zusammenziehung.

Du Bois-Reymond abstrahirte aus den bis dahin über die elektrische Nervenerregung bekannten Thatsachen das Gesetz, dass der Bewegungsnerv nur durch Stromesschwankungen in Erregung versetzt werde, während der Empfindungsnerv zugleich auf die Dauer des Stroms reagire. Pflüger hat durch seine unten zu erwähnenden Beobachtungen über die tetanisirende Wirkung des constanten Stroms gezeigt, dass jenes Gesetz für den Bewegungsnerven nicht ausnahmslos giltig ist. Hinsichtlich des Muskels war man früher allgemein der Meinung, dass er sich vollkommen gleich dem Bewegungsnerven verhalte, also nur Schliessung und Oeffnung des Stroms mit Zuckung beantworte. Dagegen beobachtete ich zuerst, dass der Muskel, so lange der Strom ihn durchfliesst, dauernd contrahirt bleibt. Ich fand ferner, dass, wenn man die Thiere mit Curara oder andern Giften, durch welche die Nerven ihre Reizbarkeit verlieren, während die Muskeln irritabel bleiben (s. §. 167), getödtet hat, die Schliessungs- und Oeffnungszuckung verschwinden, während die dauernde Zusammenziehung zurückbleibt. Fick hat dies auf anderem Wege bestätigt. Er versetzte mittelst eines durch den Nerven gesandten Stromes die im Muskel gelegene Nervenstrecke in Anelektrotonus. Letzterer übt, wenn er eine hinreichende Stärke hat, wie wir später (in § 166)

sehen werden, eine lähmende Wirkung auf den Nerven. Auch Fick sah hierbei die Zuckungen ausbleiben und bloss die dauernde Zusammenziehung fortbestehen. Die letztere gehört zu den tonischen, nicht zu den tetanischen Contractionen (§. 162), wie sich daran zu erkennen gibt, dass der direct durch den constanten Strom contrahirte Muskel sich nicht in Schwingungen befindet *).

Unter den früheren Physiologen seit Haller ist ein langer Streit über die Frage geführt worden, ob die Muskeln selbständig reizbar (irritabel) seien, oder ob ihre Contractionen nur durch Erregung der Muskelnerven ausgelöst werden könnten. Es gibt nur eine Thatsache, welche die Irritabilität der Muskeln beweist: dies ist die tonische Contraction bei directer Reizung durch constante Ströme und das relative Anwachsen derselben bei allen die Erregbarkeit der Nerven herabsetzenden oder zerstörenden Einwirkungen. Man hat zwar als weitere Beweise für die Irritabilität noch angeführt 1) die Reizbarkeit der Muskeln nach der Curarevergiftung, wobei die Nerven gelähmt sind (Bernard), und 2) die Reizbarkeit von Muskeln, deren Nerven vor längerer Zeit durchschnitten wurden und dadurch degenerirt sind (Bidder). Alle diese Beweisgründe unterliegen aber dem Einwand, es könnten möglicher Weise die letzten Nervenenden im Muskel trotz Vergiftung und Degeneration intact geblieben sein **).

b) Intensität des Stroms. Sie ist von Einfluss 1) auf den Erfolg der Schliessung und Oeffnung der Kette und 2) auf den Erfolg des dauernden Geschlossenseins derselben.

Die über die Wirkung der Schliessung und Oeffnung der Kette bekannten Thatsachen pflegt man in ihrer Anwendung auf den Bewegungsnerven und Muskel unter der Bezeichnung des Zuckungsgesetzes zusammenzufassen. Das Zuckungsgesetz für verschiedene Stärke der Ströme besteht darin, dass sich mit der Zunahme der Stromstärke die Reizwirkung der Schliessung und der Oeffnung des Stromes in gesetzmässiger Weise verändert. Dabei ist diese Veränderung zugleich abhängig von der Richtung, welche der Strom im Nerven hat. Man nennt, um diese Richtung kurz zu bezeichnen, einen Strom, welcher von einem centraleren zu einem peripherischeren Nervenquerschnitt gerichtet ist, einen absteigenden Strom, und umgekehrt einen Strom, welcher von einem peripherischeren zu einem centraleren Nervenquerschnitt gerichtet ist, einen aufsteigenden Strom. Beim absteigenden Strom ist also das dem Muskel nähere Nervenstück in Katelektrotonus, das ihm entferntere in Anelektronus, beim aufsteigenden Strom ist das nähere in Anelektrotonus, das entferntere in Katelektrotonus. Die Grunderscheinungen des Zuckungsgesetzes werden nun durch das nachfolgende Schema dargestellt. Wo zuweilen ein dem gewöhnlichen Verhalten ent-

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen, Bd. 1. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, und Archiv f. Anatomie, 1859. Fick, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritabeln Substanzen, Braunschweig 1863.

**) Bernard, leçons sur les propriétés des tissus vivants, Paris 1866. Bidder, Archiv f. Anat. u. Phys. 1865.

gegengesetztes Platz greift, haben wir den selteneren Erfolg in Klammer beigefügt.

	Aufsteigender Strom.	Absteigender Strom.
Schwacher Strom	Schliessung: Zuckung Oeffnung: Ruhe	Schliessung: Zuckung (Ruhe) Oeffnung: Ruhe (Zuckung)
Mittelstarker Strom	Schliessung: Zuckung Oeffnung: Zuckung	Schliessung: Zuckung Oeffnung: Zuckung
Starker Strom	Schliessung: Ruhe Oeffnung: Zuckung	Schliessung: Zuckung Oeffnung: Ruhe (schwache Zuckung)

Die Zuckungen beider Stromesrichtungen unterscheiden sich ausserdem in Bezug auf die Reihenfolge, in der sie bei wachsender Stromstärke eintreten. Die gesetzmässige Reihenfolge ist nämlich von den schwächsten Strömen anfangend folgende: 1) Schliessungszuckung des aufsteigenden Stroms, 2) Oeffnungs- (oder Schliessungs-)Zuckung des absteigenden Stroms, 3) Schliessungs- (oder Oeffnungs-)Zuckung des absteigenden Stroms, 4) Oeffnungs-Zuckung des aufsteigenden Stroms. Mit weiter wachsender Stromstärke verschwindet zuerst die Schliessungszuckung des aufsteigenden, erst viel später (häufig auch gar nicht) die Oeffnungszuckung des absteigenden Stroms.

Während des dauernden Geschlossenseins der Kette bewirken die meisten Stromstärken, welche bei ihrem Entstehen oder Verschwinden Zuckung verursachen, namentlich die schwächsten und die stärksten Ströme, vom motorischen Nerven aus keinerlei Contractionen in dem Muskel. Dagegen gibt es Ströme von einer mittleren mässigen Intensität, welche eine tetanisirende Wirkung äussern, indem sie entweder eine Reihe einzelner Zuckungen oder eine dauernde tetanische Contraction auslösen (Pflüger).

Die Empfindungsnerven verhalten sich vollkommen wie die Bewegungsnerven. Da aber hier umgekehrt das centrale Nervenende dem die Empfindung pericipirenden Organ näher liegt als das periphe-rische, so nimmt auch das Gesetz der elektrischen Empfindungen einen dem Zuckungsgesetz entgegengesetzten Ausdruck an: bei schwachen Strömen ist eine Schliessungsempfindung, bei starken Strömen eine Oeffnungsempfindung nur beim absteigenden Strom vorhanden, während umgekehrt beim aufsteigenden Strom die Schliessungsempfindung mit wachsender Stromstärke zunimmt (Pflüger). Die während des Geschlossenseins der Kette andauernde Empfindung wächst mit der Intensität des Stroms.

Das Zuckungsgesetz des Muskels gleicht dem Zuckungsgesetz des Nerven, vorausgesetzt, dass man denselben unter den gleichen Bedingungen untersucht, dass man also den direct erregten von dem die

Erregung durch seine Zuckung anzeigenden Theile trennt. Reizung des oberen Theils eines Muskels bewirkt in dem untern Theil desselben bei mittelstarken Strömen Schliessungs- und Oeffnungszuckung, bei starkem aufsteigendem Strom bleibt die Schliessungszuckung, bei starkem absteigendem Strom die Oeffnungszuckung aus (v. Bezold). Anders verhält sich der Muskel, wenn er in seiner ganzen Länge in den Stromeskreis eingeschaltet wird: hier ist ausnahmslos bei schwachen und starken Strömen beider Richtungen die Schliessungszuckuug die vorwiegende, erst bei stärkeren Strömen tritt zu ihr die Oeffnungszuckung, letztere beim absteigenden Strom früher als beim aufsteigenden. Je mehr die Nerven im Muskel ausser Function treten, um so mehr überwiegt die Schliessungs- über die Oeffnungszuckung. Die tonische Zusammenziehung ist am stärksten bei aufsteigendem Strome.

Zuerst hat Heidenhain und dann unabhängig von ihm Pflüger den Nachweis geliefert, dass das Zuckungsgesetz am frischen Nerven sich rein als Function der Stromstärke darstellen lässt. Ueber das Gesetz für den absteigenden Strom bestehen jedoch zwischen diesen und andern Beobachtern noch einige Differenzen. Nach Pflüger ist das im obigen Schema angegebene Verhalten das normale, das in Klammer beigefügte eine Ausnahme. Nach Heidenhain, mit dem die älteren Versuche von Ritter und theilweise von Nobili, sowie meine eigenen übereinstimmen, verhält sich die Sache umgekehrt. Diese Differenzen, die übrigens für die Theorie der Erscheinungen nicht von wesentlichem Belang sind, erklären sich daraus, dass der Eintritt der Zuckungen nicht bloss eine Function der Stromstärke, sondern, wie wir unten sehen werden, gleichzeitig eine Function der Veränderung der Erregbarkeit nach dem Tode ist (§. 167), und erhält man den von Pflüger bei schwachen Strömen beobachteten Erfolg regelmässig, wenn die Erregbarkeit schon etwas gesunken ist.

Zur Untersuchung des Zuckungsgesetzes bedient man sich folgender Vorrichtung, die eine Abstufung des constanten Stromes in ziemlich weiten Grenzen, sowie einen beliebigen Wechsel der Stromesrichtung im Nerven möglich macht.

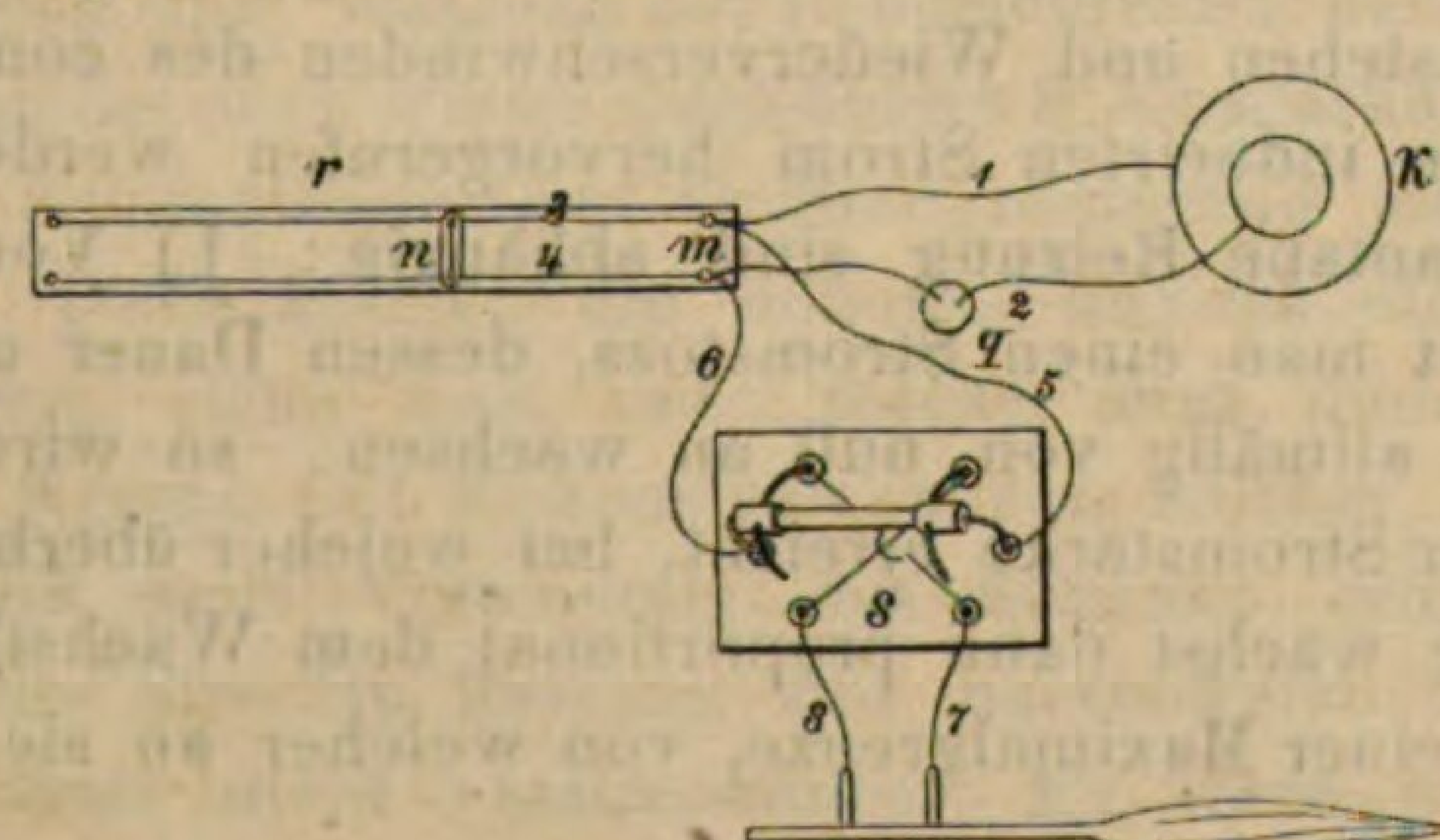


Fig. 72.

Die constante Kette k (eine Grove'sche, Daniell'sche oder Bunsen'sche Kette) ist durch die Drähte 1 und 2 mit dem Rheochord r verbunden, 2 ist durch das Quecksilbernäpfchen q unterbrochen. Der Rheochord besteht aus zwei gespannten Platindrähten 3 und 4, deren jeder ein verschiebbares Quecksilbernäpfchen n durchbohrt, welches die beiden Drähte in leitende Verbindung bringt. Die Platin-

drähte sind bei m durch Metallklemmen sowohl mit den Drähten 1 und 2 als mit den Drähten 5 und 6 verbunden. Die Drähte 5 und 6 endlich stehen durch den Stromwender s mit den Drähten 7 und 8 in solcher Verbindung, dass je nach der Stellung des Stromwenders entweder (wie in der Fig.) 6 mit 7 und 5 mit 8 oder umgekehrt 6 mit 8 und 5 mit 7 verbunden ist; im einen Fall geht der Strom im Nerven aufsteigend, von a nach b, im andern Fall absteigend, von b nach a. Die Intensität des Stromes im Nerven ist um so grösser, je weiter das Näpfchen n von m entfernt ist. Da nämlich der Rheochord als Nebenschliessung zu dem den Nerven enthaltenden Stromeskreis (1, 5, 7, 8, 6, 2) eingeschaltet ist, so muss die Intensität im letzteren um so grösser sein, je geringer die Intensität des Stromes in der Nebenschliessung ist: in dieser nimmt sie ab mit der eingeschalteten Drahtlänge, d. h. mit der Grösse des eingeschalteten Widerstandes: bei m theilt sich der Strom, je weniger von ihm durch 3 und 4 kann, um so mehr muss durch 5, 6 u. s. w. gehen Der Versuch wird nun so angestellt, dass man, während bei q geöffnet ist, zuerst die Näpfchen n ganz nahe an m heranschiebt. Hierauf schliesst man den Stom in dem Quecksilbernäpfchen q und öffnet kurz darauf wieder, dies wird nach Umlegen des Stromwenders für die andere Stromesrichtung wiederholt; allmälig schiebt man dann n in immer grössere Entfernung, indem man jedesmal die Schliessungen und Oeffnungen für die zwei Stromesrichtungen ausführt. Die Drähte 7 und 8 dürfen bei diesen Versuchen nicht direct, sondern erst mittelst unpolarisirbarer Elektroden an den Nerven angelegt werden. Man stellt solche unpolarisirbare Elektroden her, indem man die Leitungsdrähte mit Platten von amalgamirten Zink verbindet, welche in mit Zinkvitriollösung gefüllte Glasröhren führen; am andern Ende sind die letztern mit Thonpfröpfen verschlossen, die mit verdünnter Kochsalzlösung durchtränkt sind, und auf diese wird dann der Nerv gelegt. Vergl. hiezu med. Physik, §. 309, 313, 328*).

2) Reizung durch elektrische Ströme von kurzer Dauer.

a) Instantane Reizung. So nennen wir jede einmalige Erregung durch einen elektrischen Stromstoss, dessen Dauer so kurz ist, dass derselbe sein Ende erreicht hat, bevor seine Wirkung, die Zuckung, abgelaufen ist. Die instantane elektrische Reizung kann entweder durch ein schnelles Entstehen und Wiederverschwinden des constanten Stroms oder durch einen inducirten Strom hervorgerufen werden. Die Zuckungen durch instantane Reizung sind abhängig: 1) Von der Intensität des Stroms: lässt man einen Stromstoss, dessen Dauer und Verlauf ungeändert bleibt, allmälig von null an wachsen, so wird zunächst eine Minimalgrenze der Stromstärke erreicht, bei welcher überhaupt erst Zuckung eintritt, diese wächst dann proportional dem Wachsthum der Stromintensität bis zu einer Maximalgrenze, von welcher an sie constant bleibt,

*) Heidenhain, Archiv f physiol. Heilkunde, n. F. Bd. 1. Wundt, ebend. Bd. 2 Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, Berlin 1859, und de sensu electrico, Bonn 1860. v. Bezold, Untersuchungen über die elektrische Erregung der Nerven und Muskeln, Leipzig 1861. Vgl. ausserdem die Geschichte des Zuckungsgesetzes bei du Bois-Reymond, Bd. 1.

wenn auch der Strom noch weiter an Intensität zunimmt (Zuckungsmaximum). In vielen Fällen wird aber bei fortan wachsender Stromstärke wieder ein Punkt erreicht, wo plötzlich die Muskelzuckung jene Maximalgrenze nicht unbeträchtlich überschreitet, und dieselbe Erscheinung kann bei weiter gesteigerter Intensität des Stromstosses noch einigemal eintreten, es entsteht so ein zweites, drittes Zuckungsmaximum u. s. w. Dabei wächst aber die Zuckungshöhe nicht mehr proportional der Stromstärke sondern sprungweise von einem Maximum zum andern. Die mehrfachen Maxima zeigen sich namentlich bei Stromstössen von einer gewissen Dauer (Kettenströmen, Schliessungsinductionsschlägen, Fick und Meyer). 2) Von der Schnelligkeit, mit welcher der Strom entsteht: die Gesetzmässigkeit dieses Verhältnisses ist noch nicht näher erforscht, nur im Allgemeinen lässt sich angeben, dass mit der Steilheit des Ansteigens die erregende Wirkung des Stromstosses zunimmt. 3) Von der Dauer des Stromstosses. Für jede Stromstärke gibt es eine minimale Dauer, bei welcher der Strom noch keine Erregung bewirkt. Ueber diese Minimalgrenze hinaus wächst dann die Erregung schnell und erreicht bei einer immer noch sehr kleinen Zeitdauer (von höchstens 0,002 Sec.) eine Maximalgrenze, wo sie mit dem Zuckungsmaximum, das die Schliessung des constanten Stroms von gleicher Stärke hervorbringt, übereinstimmt (Lamansky). Lässt man aber die Stromdauer noch weiter zunehmen, so erreicht man später einen zweiten endlichen Werth, bei welchem die Zuckung wieder zu wachsen beginnt, um sehr schnell ein zweites Maximum zu erreichen. Da die Folge der Zuckungen durch den ab- und aufsteigenden Strom bei wachsender Stromstärke mit dem Zuckungsgesetz für die Schliessung des constanten Stromes übereinstimmt, so muss angenommen werden, dass die Zuckungen durch schwächere instantane Erregungen nur Schliessungszuckungen sind, während das Ueberschreiten des ersten Maximums durch eine sodann bei noch weiter wachsender Stromstärke sich einstellende Summirung der Schliessungs- und Oeffnungserregung sich erklären lässt (Lamansky). Doch können die höheren Maxima nicht hieraus allein abgeleitet werden, denn man sieht solche auch dann noch auftreten, wenn man den Nerven mit Kettenströmen von solcher Dauer reizt, dass die Oeffnung erst nach Vollendung der Zuckung erfolgt (Fick und Meyer). Bei der directen Reizung des nervenfreien Muskels scheinen die höheren Maxima nicht vorzukommen. Es wäre hiernach möglich, dass dieselben, soweit sie nicht durch Summirung von Schliessung und Oeffnung hervorgerufen sind, darauf beruhten, dass vom ersten Zuckungsmaximum an zwar die Nervenerregung noch continuirlich mit der Reizstärke wächst, die Uebertragung der Erregung auf den Muskel aber nur noch discontinuirlich zunimmt.

Bei einer gewissen Dauer des Stromstosses, bei welcher jedoch die Reizung immer noch als eine instantane in dem oben definirten Sinne zu bezeichnen ist,

zeigt nach Fick der aufsteigende Strom eine merkwürdige Abweichung von der allgeinen Beziehung zwischen Stromintensität und Erregung. Nachdem nämlich bei gleich bleibender Dauer des Stroms die Zuckung proportional der Stromstärke bis zur Erreichung des ersten Maximums zugenommen hat, nimmt sie bei weiter wachsender Stromstärke wieder ab und wird zuweilen sogar null. um späterhin wieder zuzunehmen und dann das zweite Maximum zu erreichen. Dieses Verhalten erklärt sich wohl aus dem Zuckungsgesetz (S. 454). Die Zuckungen bis zur Knickungsstelle sind Schliessungszuckungen, jenseits dieser Stelle kommen dann die erst bei stärkeren Strömen, welche keine Schliessungszuckung mehr geben, auftretenden Oeffnungszuckungen.

Die einfache Abhängigkeit, die wir für die Beziehung der Zuckung zur Stromintensität gefunden haben, rechtfertigt die Annahme, dass die Grösse der Muskelzuckung zugleich der Grösse des im motorischen Nerven stattfindenden Erregungsvorgangs einfach proportional ist, so dass die letztere durch die erstere direct gemessen werden kann. Würde nämlich zwischen Nervenerregung und Muskelzuckung ein zusammengesetzteres Verhältniss bestehen, so wäre offenbar nicht zu erwarten, dass die Muskelzuckung proportional dem äusseren Reiz wachse. Hieraus rechtfertigt sich das bisher befolgte und auch später meistens einzuhaltende Verfahren aus der Wirkung auf den Muskel directe Rückschlüsse zu machen auf den Erregungsvorgang im motorischen Nerven. Das Wachsthum der Nervenerregung mit der Stromstärke wird somit allgemein durch die Fig. 73 versinnlicht, in welcher auf den Stromstärken als Abscissen die Zuckungshöhen als Ordinaten verzeichnet sind. Die Zuckung beginnt bei a mit unendlich kleinen Werthen, nachdem der Strom von o bis a angewachsen ist; bei b wird das erste Maximum erreicht, von c an bleibt dann die Curve für den absteigenden Strom der Abscissenaxe parallel, während die Curve für den aufsteigenden Strom bei d wieder sinkt und dann zu einem zweiten Maximum f g ansteigt. Uebrigens versteht es sich von selbst, dass, wenn die Zuckung erst bei einer Stromstärke o a beginnt, desshalb nicht auch die Nervenerregung erst bei dieser Stromstärke anfängt, vielmehr wird dieselbe voraussichtlich schon bei einem kleineren, übrigens ebenfalls endlichen, Werth $o\alpha$ der Stromintensität vorhanden sein, da der Erregungsvorgang im Nerven eine gewisse Grösse besitzen muss, um den Widerstand, den der Muskel seiner eigenen Zuckung entgegensetzt, zu überwinden. Unter dieser Voraussetzung würde der Vorgang selbst nach seinen absoluten Werthen etwa durch die punctirte Linie $\alpha\ \beta\ \gamma$ dargestellt werden.

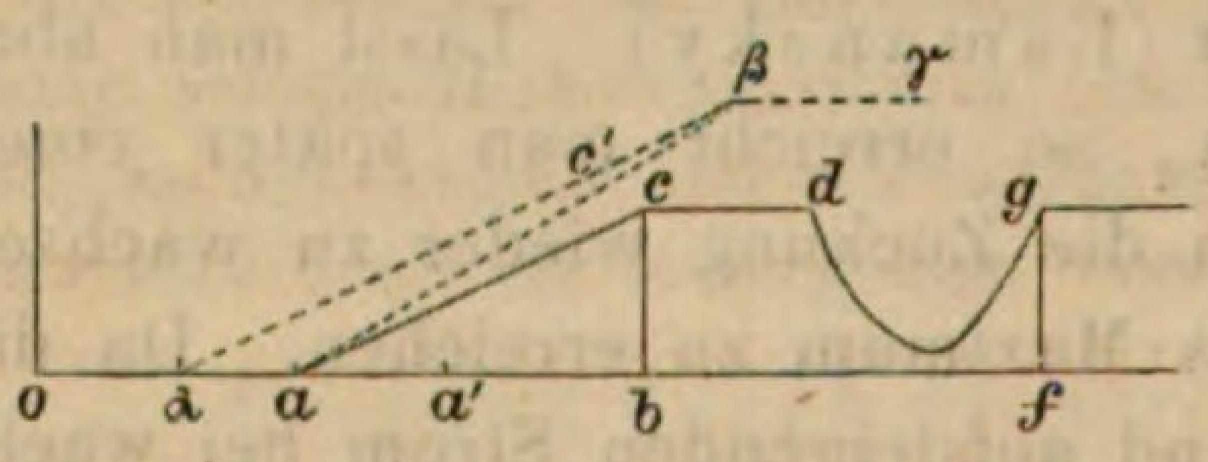


Fig. 73.

Die hier erörterten Abhängigkeitsverhältnisse der Zuckung von der Intensität, dem Verlauf und der Dauer der Stromesschwankung im Nerven gestatten es uns erst den Begriff der „Erregbarkeit" selbst einer genaueren Prüfung zu unterwerfen. Wir haben vorläufig in §. 163 ein Maass der Erregbarkeit der Nerven

*) Fick, Untersuchungen über elekrische Nervenreizung, Braunschweig 1864. A. B. Meyer, Dissert. Zürich 1867. Lamansky, Studien des Bresl. physiol. Instituts, 4. Hft.

und Muskeln in der Intensität desjenigen Reizes zu finden gesucht, der gerade zureicht, um Erregung hervorzubringen. Da wir nun als Kennzeichen der Erregung die Muskelzuckung gewählt haben, und da, wie wir unten (in §. 165) sehen werden, die Nervenerregung auf ihrem Weg zu dem Muskel anschwillt, so können wir die Erregbarkeit zweier Nerven vor Allem nur vergleichen, indem wir zwei gleich weit vom Muskel entfernte Punkte derselben prüfen. Nun kann aber ausserdem der Widerstand, welchen der Muskel selbst der Erregung entgegensetzt, ein verschiedener sein, so dass derselbe Grad der Nervenerregung (α a Fig. 73), der den einen Muskel zur Zuckung bringt, beim andern keine verursacht, indem hier erst bei einer grösseren Erregung α a' die Muskelzuckungen beginnen. Gesetzt nun aber auch, die beiden Muskeln fingen bei derselben Grösse der Nervenerregung zu zucken an, so würde der auf diese Weise festgestellte Begriff gleicher Erregbarkeit noch gar nicht ergeben, dass nun auch bei wachsendem Reiz die Erregung beider Nerven gleichmässig zunimmt: die Erregung des einen kann schneller zunehmen als diejenige des andern (a c' und a c), bei dem einen kann der Muskel früher das Zuckungsmaximum erreichen als beim andern, und drittens kann auch noch das Zuckungsmaximum, mag dasselbe nun bei gleicher oder verschiedener Stärke des Reizes eintreten, eine verschiedene Grösse haben. Von allen diesen Verhältnissen kann wieder nur das erste, die Verschiedenheit des Zuckungswachsthums mit steigendem Reize, mit genügender Wahrscheinlichkeit auf das verschiedene Wachsthum der Nervenerregung selber bezogen werden, während der Eintritt des Zuckungsmaximums und die Höhe desselben nebenbei von dem Muskel abhängig sind. In zwei Nerven kann daher bei verschiedener Grösse der Muskelzuckungen dieselbe Erregungsgrösse existiren, und im selben Nerven kann vom Zuckungsmaximum an die Erregung noch weiter wachsen, ohne dass gleichzeitig die Zuckung wächst, odes es kann auch erst, wenn die Nervenerregung um einen gewissen endlichen Werth zugenommen hat, wieder ein weiteres Wachsthum der Zuckungen (höhere Maxima) sich einstellen. Es ist anzunehmen, dass die Einflüsse der Uebertragung auf den Muskel am meisten bei dem Zuckungsmaximum sich geltend machen. Hierfür spricht der Umstand, dass der Muskel seiner Contraction einen mit der Grösse der Zusammenziehung wachsenden Widerstand entgegensetzt, der von wandelbaren Eigenschaften der Muskelsubstanz abhängig ist. Auch Discontinuitäten der Function zwischen Reiz und Muskelzuckung kommen bei Stromstärken, die nahe dem Zuckungsmaximum oder über dasselbe hinaus liegen, am häufigsten vor, sie können aber ebensowohl Abweichungen von dem proportionalen Wachsthum zwischen Nervenerregung und Muskelzuckung wie zwischen Reiz und Nervenerregung darstellen. Hieraus erhellt, dass das Zuckungsmaximum in keiner Weise ein geeignetes Maass der Nervenerregung abgibt. Es bleiben sonach nur zwei Maasse übrig: 1) der Minimalreiz, der eben Zuckung hervorruft: hier wird man wahrscheinlich voraussetzen dürfen, dass, bei Muskeln, welche bei derselben Stromstärke o a zu zucken beginnen, die Unterschiede von α a verschwindend sind, um so mehr als vom Anlangen des Reizes am Muskel bis zum Beginn der Zuckung nur eine verschwindende Zeit verfliesst (§. 165); 2) diejenige Zuckungsgrösse, welche ein Reiz von gegebener Stärke, der innerhalb der Grenzen a und b liegt, hervorruft: hier wird man wegen der fortdauernden Proportionalität mit Wahrscheinlichkeit voraussetzen dürfen, dass, wenn die Zuckung rascher wächst (a c'), auch die Nervenerregung rascher anwachsen wird. Beide Maasse fallen durchaus nicht zusammen: das erste ergibt die Reizschwelle, das zweite die Constante der Reizzunahme (vgl. §. 175). Drücken wir die

Beziehung zwischen der Nervenerregung y und dem variabeln Theil x des Reizes durch die lineare Gleichung $y = ax + A$ aus, so ergibt das erste Maass die Constante A, das zweite die Constante a dieser Gleichung. Wollten wir auch noch 3) jenen Grenzwerth von y bestimmen, wo es bei weiterem Wachsthum von x constant bleibt, so müssten wir, da sich hier der Einfluss der Uebertragung auf den Muskel nicht eliminiren lässt, die inneren Veränderungen der Nerven selbst quantitativ zu erforschen suchen.

b) Reizung durch schnell sich folgende Stromstösse. Diese Art der Reizung stellt sich als eine Summirung instantaner Reizungen dar. Folgen bloss wenige Stromstösse auf einander, so wird die Zuckung höher und etwas länger, als sie unter der Wirkung eines einzelnen Stromstosses von gleicher Stärke geworden wäre. Folgen sich die Stromstösse eine längere Dauer hindurch in gleichen Zeitzwischenräumen, deren Grösse aber klein ist im Vergleich zur Zeitdauer der Zuckung, so verharrt der Muskel in einer dauernden Zusammenziehung, welche sich durch die tönenden Schwingungen, welche der Muskel ausführt, als eine tetanische kennzeichnet. Die Zahl der Schwingungen entspricht hierbei der Zahl der erregenden Stromstösse (Helmholtz) *). Die Grösse der tetanischen Zusammenziehung zeigt im Allgemeinen dieselbe Abhängigkeit von Stromstärke und Schnelligkeit des Ansteigens wie die instantane elektrische Reizung.

Zur instantanen oder tetanischen Reizung des Nerven oder Muskels bedient man sich in der Regel der Inductionsapparate. Der für physiologische Zwecke meistens benützte Magnetelektromotor nach du Bois-Reymond besteht aus der primären mit Eisendrähten gefüllten Inductionsspirale I (Fig. 74)

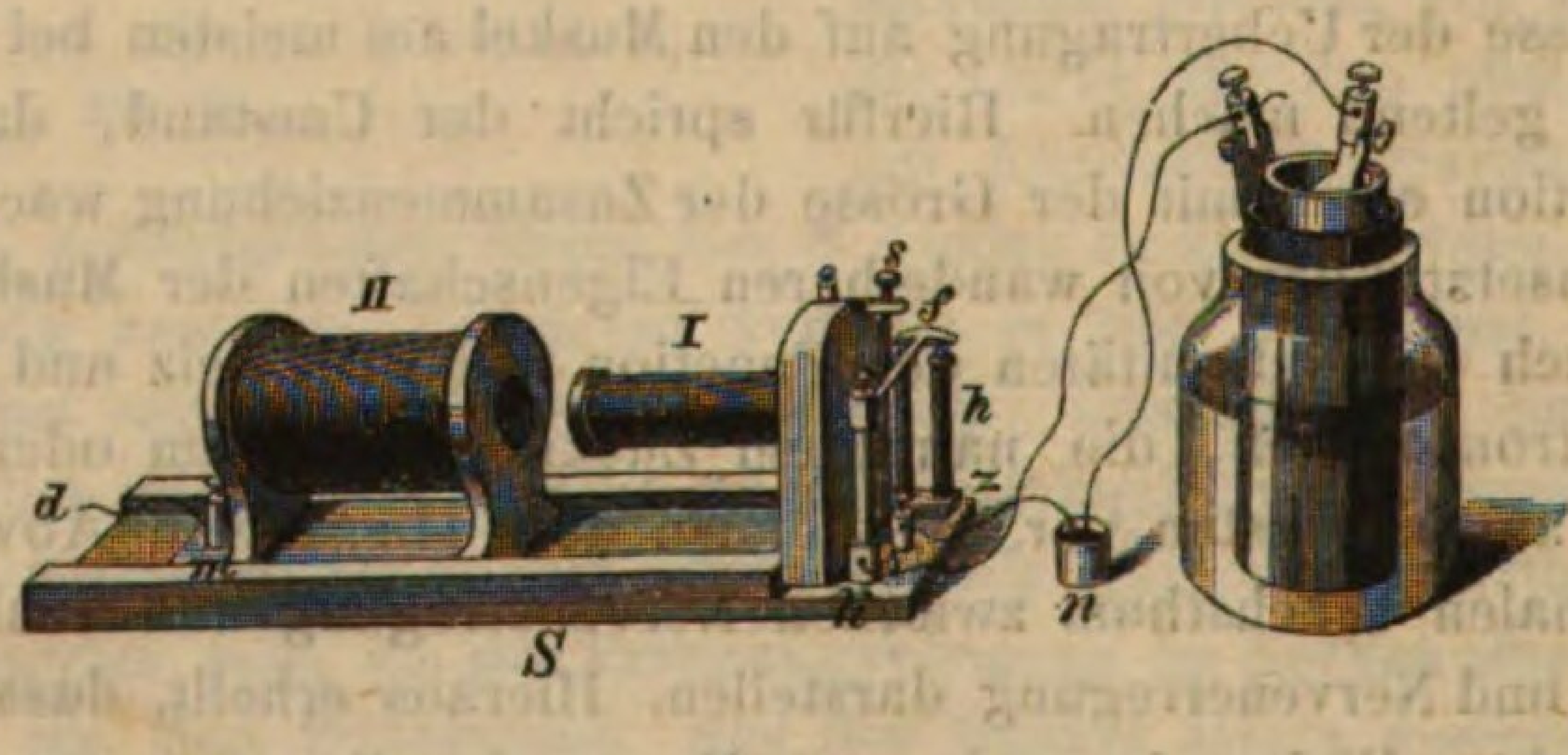


Fig. 74.

und aus der secundären Inductionsspirale II, die auf dem Schlitten S gegen die erste verschoben werden kann. Die Enden der secundären Spirale gehen in die Metallklemmen m aus, in welche die zu den thierischen Theilen geleiteten Drähte d eingeschraubt werden können. Der Strom der Kette tritt bei k ein, geht in die Feder f, die in ihrer Mitte ein Platinplättchen trägt, und dann durch eine auf dem letzteren ruhende, an der Schraube s befindliche Platinspitze in die Inductionsrolle I. Nach dem Austritt aus der letzteren geht der Strom durch einen um das hufeisenförmige Eisen h gewundenen Draht und geht bei z wieder zur Kette zu-

*) Helmholtz, Berliner Monatsber. 1864.

rück. Will man sehr schnell auf einander folgende Inductionsschläge benützen, so wird die Schraube s so eingestellt, dass die stählerne Feder f in Schwingungen gerathen kann, wobei sich das auf derselben befindliche Platinplättchen abwechselnd von der Platinspitze entfernt und an sie anlegt, so dass der Strom in der Spirale I abwechselnd unterbrochen und wieder geschlossen wird. Die Feder muss aber bei dieser Einstellung der Platinspitze alsbald nach Schliessung des Stroms in Schwingungen gerathen, weil das Hufeisen h durch den es umkreisenden Strom magnetisch wird und die Feder anzieht. Dadurch wird f von s entfernt, der Strom unterbrochen, und das Hufeisen verliert seinen Magnetismus. Hiermit legt sich aber auch f wieder an s an, der Strom wird geschlossen, das Eisen magnetisch, u. s. f. Bei jedem Entstehen eines Stroms in der Spirale I entsteht nun nach dem Inductionsgesetz ein entgegengesetzt gerichteter in II, bei jedem Verschwinden eines Stroms in I entsteht ein dem verschwindenden gleichgerichteter in II. In beiden Fällen ist der in II entstehende Strom von sehr kurzer, fast momentaner Dauer. Die Stärke dieses Inductionsschlags ist, ausser von der Beschaffenheit der beiden Spiralen, von der Intensität des constanten Stroms der Kette und von der Geschwindigkeit, mit welcher derselbe in der primären Spirale entsteht oder verschwindet, abhängig. Aus diesem Grund ist auch der bei der Schliessung des Stroms entstehende Inductionsschlag beträchtlich schwächer als der bei der Oeffnung des nämlichen Stroms entstehende. Der Strom bedarf nämlich einer gewissen Zeit, bis er in der primären Spirale auf seine constante Höhe angewachsen ist, wird er aber unterbrochen, so verschwindet er auf allen Punkten der Spirale gleichzeitig, sinkt also plötzlich von seiner constanten Höhe auf Null herab. Diese Ungleichheit der Schliessungs- und Oeffnungsschläge wird nahezu vermieden, wenn man an dem Apparat eine solche Vorrichtung anbringt, dass der Strom nie vollkommen in der primären Spirale verschwindet, sondern nur durch abwechselndes Schliessen und Oeffnen einer Nebenschliessung von viel kleinerem Widerstand abwechselnd geschwächt und verstärkt wird. Helmholtz hat nach diesem Princip den Apparat von du Bois modificirt*). — Will man nur vereinzelte Inductionsschläge auf die thierischen Theile einwirken lassen, so schraubt man an dem Apparat die Spitze s so tief herab, dass die Feder feststeht und unterbricht einen der Drähte, die von der Kette zur Spirale gehen, durch ein Quecksilbernäpfchen n. Durch Schliessen und Oeffnen des Stroms in diesem Näpfchen lassen sich nun beliebig Schliessungs- und Oeffnungsinductionsschläge erhalten.

Für die Untersuchung des Einflusses der Dauer des Stromstosses auf die Erregung ist jedoch der Inductionsapparat wegen der sehr kurzen Dauer aller Inductionsströme nicht zu gebrauchen. Man bedient sich daher zu diesem Zweck des constanten Stromes, dem sich ebenfalls eine sehr kurze, übrigens beliebige Dauer geben lässt, wenn durch die rasch auf einander folgende Herstellung und Wiederaufhebung eines Metallcontacts der Strom geschlossen und eine messbare Zeit nach erfolgtem Schlusse wieder unterbrochen wird. Fick benützte einen Metallstift, der durch eine Spiralfeder gespannt wurde und nach dem Lösen der Spannung sich rasch an einem Metallplättchen vorbeibewegte. Auch zur tetanisirenden Wirkung kann man sich der Stromstösse eines constanten Stroms bedienen. Hierzu dient das Unterbrechungsrad, ein mit Metallzähnen versehe-

*) Du Bois-Reymond, Berliner Monatsber. 1862. S. a. med. Physik §. 350.

nes Rad, das bei seiner Umdrehung in rascher Folge einen Metallcontact schliesst und wieder öffnet.

Bei der Reizung durch den constanten Strom kommt nur die Intensität und nicht die Zeitdauer des Ansteigens in Betracht, weil die letztere in der Leitung des constanten Stroms verschwindend klein, also beim Schliessen der Strom so gut wie momentan in der ganzen Leitung vorhanden ist. Bis dagegen der Strom in dem Draht einer Inductionsrolle bis zu seiner vollen Grösse gekommen ist, dazu bedarf es einer gewissen Zeit, und die Wirkung auf die secundäre Spirale nimmt ab, wenn diese Zeit zunimmt. Da für das Verhältniss der Nervenerregung zum Ansteigen des Reizes ein ähnlicher Zusammenhang besteht (s. oben 2 a), so ist die Nervenerregung der Inductionswirkung analog. Man kann diese Analogie auch mittelst constanter Ströme nachweisen. Bringt man nämlich einen Nerven oder Muskel sehr allmälig in die constante Kette, indem man etwa in Fig. 72 die Näpfchen n des Rheochords ganz langsam von m entfernt, so kann man den constanten Strom bis zu einer sehr beträchtlichen Grösse anwachsen lassen, ohne dass eine Zuckung entsteht. Der Nerv verhält sich in diesem Fall ähnlich wie eine secundäre Spirale, die man allmälig einer primären Spirale, durch welche ein constanter Strom geschlossen ist, annähert, wo auch keine Inductionswirkung erfolgt, während eine solche auftritt, sobald man sehr rasch die secundäre der primären Spirale nahe bringt. Durch die Fig. 75 wird ein ähnliches Beispiel näher erläutert. Denken wir uns, ein constanter Strom werde allmälig verstärkt, so dass sein Ansteigen durch die Linie a b ausgedrückt ist, er werde aber, nachdem er einige Zeit angedauert hat, plötzlich unterbrochen, so dass sein Aufhören durch die steil herabfallende Linie c d versinnlicht wird: es tritt dann im Nerven eine sehr schwache Schliessungszuckung s und eine stärkere Oeffnungszuckung e ein. Dies ist nun im Wesentlichen der nämliche Fall, der immer in Bezug auf Schliessungs- und Oeffnungswirkung zwischen einer primären und einer secundären Inductionsspirale besteht. In jeder Spirale wächst ein Strom, der durch sie geschlossen wird, allmälig, während er beim Unterbrechen plötzlich verschwindet: dort entsteht eine Inductionswirkung von der Grösse s, hier eine solche von der Grösse e, in beiden Fällen entspricht die durch Reizung des Nerven erregte Zuckung dieser Inductionswirkung. Die Zuckungen durch Oeffnungsinduction sind daher beträchtlich stärker als die Zuckungen durch Schliessungsinduction, wenn der inducirende Strom die gleiche Intensität besitzt.

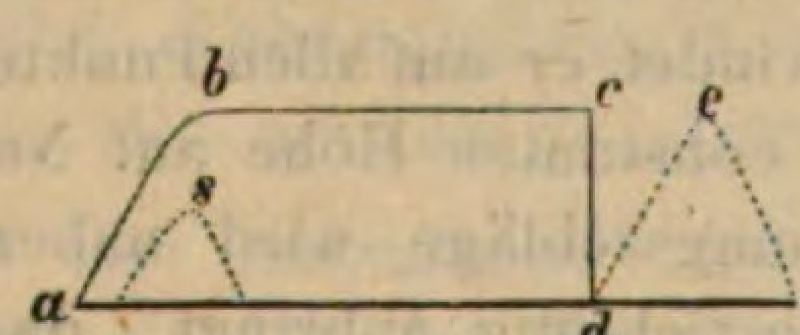


Fig. 75.

Mit den allgemeinen Gesetzen der Inductionswirkung hängen die so genannten unipolaren Inductionswirkungen zusammen. Wenn in der primären Spirale einer Inductionsvorrichtung mit grosser Geschwindigkeit ein Strom entsteht oder verschwindet, so macht die in der secundären Spirale eintretende elektrische Vertheilung nicht bloss erst dann sich geltend, wenn die beiden Enden der Spirale leitend verbunden sind, sondern schon, wenn bloss ein Ende derselben ableitend berührt wird. Man kann daher aus sehr starken Inductionsvorrichtungen auf diese Weise Funken ziehen wie aus einer Elektrisirmaschine, und ein reizbarer Nerv oder Muskel reagirt auf diese Wirkung schon, wenn sie verhältnissmässig ziemlich schwach ist, so dass die unipolaren Inductionszuckungen selbst zu den empfindlichsten Prüfungsmitteln für unipolare Wirkungen gehören. Diese unipolaren Zuckungen treten vorwiegend bei Oeffnungsinductionsschlägen

ein, bei Schliessungsinductionsschlägen fehlen sie gewöhnlich wegen des langsameren Ansteigens, namentlich wenn die primäre Spirale aus vielen dicht gedrängten Windungen besteht, die, indem sie auf einander inducirend wirken und dadurch einen dem primären entgegengesetzten Strom erzeugen, das Ansteigen des Stroms in der Spirale verlangsamen. Das Eintreten der unipolaren Zuckungen wird begünstigt durch ableitendes Berühren des Nerven oder Muskels und des andern Endes der Spirale. Man vermeidet daher diese Zuckungen durch vorsichtiges Isoliren der thierischen Theile. Doch hilft dies nur, so lange die unipolare Wirkung nicht sehr bedeutend ist. Die unipolaren Inductionszuckungen sind in allen Fällen störend, wo es sich um eine genaue Beschränkung und Abmessung der Reize handelt, denn sobald eine unipolare Wirkung auftritt, ist natürlich die Reizung nicht mehr auf die zwischen die Elektroden der Inductionsspirale eingeschlossene Nervenstrecke beschränkt, und sie ist in ihrer Intensität nicht bloss von der Grösse der Inductionswirkung, sondern auch von der Grösse der Ableitung abhängig*).

§. 164. Mechanische, thermische und chemische Reizung.

1) Mechanische Reizung. Die Wirkung der mechanischen Reizung ist, ähnlich derjenigen der elektrischen Reizung, abhängig von der Intensität des Reizes und von der Geschwindigkeit, mit welcher derselbe einwirkt. Ein auf den Nerven oder Muskel ausgeübter Druck kann, wenn er sehr allmälig sich steigert, bis zur völligen Zermalmung des Gewebes gehen, ohne dass Zuckung entsteht. Ein auf den Bewegungsnerven rasch einwirkender einmaliger mechanischer Reiz erzeugt gewöhnlich eine einmalige Zuckung. Nur bei sehr erhöhter Reizbarkeit kann es vorkommen, dass ein solcher Reiz einen länger dauernden Tetanus zur Folge hat. Folgen dagegen die eine Nervenstelle treffenden mechanischen Reize sehr rasch auf einander, so tritt regelmässig eine tetanische Zusammenziehung ein.

Die Wirkung mechanischer Reize auf den Muskel unterscheidet sich dadurch, dass sie nicht bloss eine von der durch den Reiz getroffenen Stelle aus sich fortpflanzende Zuckung, sondern ausserdem eine dauernde Contraction der durch den Reiz getroffenen Stelle selbst erzeugt. Die letztere entsteht ziemlich langsam und gleicht nur allmälig wieder sich aus. Die Muskeln zeigen gewöhnlich noch längere Zeit nach dem Tode diese Contraction, die von ihrem Entdecker Schiff als „idiomuskuläre Contraction" bezeichnet wurde, die Dauer derselben ist an absterbenden Muskeln immer beträchtlich verlängert.

Einen Tetanus vom Nerven aus durch schnell auf einander folgende mechanische Reize erzeugt man mittelst des Heidenhain'schen mechanischen Tetanomotors. An diesem Instrument wird, ähnlich wie an dem du Bois'schen

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen Bd. 1, Berliner Monatsber. 1862. Helmholtz, Poggendorff's Annalen, Bd. 83. Wundt, med. Physik, 6. Abschn. Cap. X.

Magnetelektromotor, ein Hämmerchen in Bewegung gesetzt, das, indem es abwechselnd einen Strom schliesst und öffnet, durch Magnetisiren und Entmagnetisiren eines Eisenstäbchens seine eigene Bewegung unterhält. Das Hämmerchen besteht aus Elfenbein und fällt auf den auf einem metallenen Ambos liegenden Nerven. Man kann auf diese Weise einen gleichmässigen Tetanus von etwa 2 Minuten Dauer erzielen, nach deren Ablauf der Nerv durch die Misshandlung an der betreffenden Stelle seine Reizbarkeit verloren hat.

Die idiomuskuläre Contraction zeigt sich am deutlichsten, wenn man mit einem Messerrücken quer über den Muskel hinstreicht, rechtwinkelig zu seinem Faserverlauf. Es tritt dann zunächst eine über den ganzen Muskel sich verbreitende Zuckung auf, nach deren Ablauf die direct gereizte Stelle in Form eines Querwulstes sich erhebt, der längere Zeit stehen bleibt. Auch am Muskel des lebenden Menschen lässt sich diese Contraction hervorrufen, wenn man mit einer stumpfen Kante auf denselben senkrecht zum Faserverlauf schlägt*).

2) Thermische Reizung. Der rasche Uebergang zu hohen oder niedrigen Temperaturen wirkt zuckungerregend auf Nerv und Muskel. Für den Froschnerven liegen die Grenzen der zuckungerregenden Wirkung nach Eckhard einerseits bei 56 bis 75° C., anderseits bei — 5° C. Zuweilen tritt statt einer einzelnen Zuckung, namentlich bei den höheren Temperaturgraden, ein länger dauernder Tetanus ein. Immer verliert der Nerv bei diesen zuckungerregenden Temperaturgraden sehr rasch seine Erregbarkeit. Bei etwas bedeutenderer Temperaturveränderung, z. B. bei Erwärmung über 75° C., stirbt der Nerv sogar momentan ab**).

3) Chemische Reizung. Eine grosse Zahl chemischer Stoffe wirkt durch die chemische Veränderung, die sie am Nerven oder Muskel erzeugt, zuckungerregend. Allgemeines Gesetz der chemischen Reizung ist, dass die Mischungsänderung, welche der chemische Stoff bewirkt, mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich gehen muss, während die bedeutendsten chemischen Eingriffe, wenn sie nur sehr allmälig erfolgen, vorübergehen ohne als Reize zu wirken. Ausnahmslos wird durch die Mischungsänderung, welche die chemischen Reize hervorrufen, die Lebensfähigkeit des Nerven oder Muskels beeinträchtigt, und er wird an der vom Reiz getroffenen Stelle nach kürzerer oder längerer Zeit, zuweilen fast momentan abgetödtet.

Unter den reizenden Stoffen sind vorzüglich zu nennen: die fixen Alkalien, die Mineralsäuren, Essigsäure, Oxalsäure, Weinsäure, Milchsäure, Alkohol, Aether, Kreosot, die neutralen Alkalisalze (wie Kochsalz, schwefel- und kohlensaure Alkalien u. s. w.), die schweren Metallsalze in hohen Concentrationsgraden, endlich gewisse indifferente Stoffe in concentrirten Lösungen, wie Zucker, Harnstoff, Glycerin. Viele dieser

*) Heidenhain, physiologische Studien, Berlin 1856. Schiff, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 1, Moleschott's Untersuchungen, Bd. 1. L. Auerbach, Abhandl. der schles. Gesellschaft 1861.

**) Eckhard, Zeitschrift für rat. Med., Bd. 10. Harless, ebend. 3. R. Bd. 8.

Stoffe wirken durch die Wasserentziehung, wie die zuletzt genannten Substanzen und die Alkalisalze, vielleicht auch manche schwere Metallsalze. Die so erzeugten Zuckungen gleichen denjenigen, die man erhält, wenn der Nerv an der Luft rasch eintrocknet: meistens wiederholen sich die Zuckungen oft nacheinander oder setzen sich sogar zu einem Tetanus zusammen; durch Wasserzufuhr kann dieser Tetanus unterbrochen werden, und oft bleiben dann die thierischen Theile noch erregbar. Dagegen wirken die Alkalien, Säuren und die meisten schweren Metallsalze offenbar durch eine tiefer greifende chemische Alteration als Reize; hier bleiben daher auch in den meisten Fällen die thierischen Theile für immer unerregbar zurück, indem sie entweder momentan oder in sehr kurzer Zeit absterben. Ein wesentlicher Unterschied in Bezug auf die Fähigkeit durch chemische Reize erregt zu werden existirt nicht zwischen Nerv und Muskel. Es ist kein Nervenreiz aufgefunden, der nicht auch unter Umständen auf die Muskelsubstanz direct zu wirken vermöchte, und umgekehrt; nur in den Concentrationsgraden, in welchen der eine oder andere Reiz hier oder dort wirksam ist, existiren einige Differenzen. Hierdurch, sowie durch die Inconstanz der chemischen Reizwirkung überhaupt scheinen alle Widersprüche bedingt zu sein, die sich in dieser Beziehung zwischen einzelnen Beobachtern finden.

Eckhard glaubte für die thermische und chemische Reizung das Gesetz aussprechen zu dürfen, dass nur solche Stoffe zuckungerregend wirken, welche den momentanen Tod des Nerven herbeiführen. Dieser Satz gilt aber nicht einmal für die sehr zerstörenden Reize, wie die Alkalien und Mineralsäuren, und noch weniger für die durch blosse Wasserentziehung wirkenden, wie die Salze und indifferenten Stoffe. Ebenso kann man durch Temperaturveränderung einerseits Zuckungen erhalten, ohne dass die gereizte Stelle abstirbt, anderseits aber auch den Nerven abtödten, ohne dass Zuckung eintritt, wenn nur die Temperaturveränderung hinreichend langsam geschieht. Es ist hiernach wahrscheinlich auch für die thermische und chemische Reizung das ähnliche Gesetz wie für die elektrische gültig, dass die Moleculaänderung, die der Nerv erfährt, mit einer gewissen Geschwindigkeit vor sich gehen muss. Die Reizwirkung der schweren Metallsalze, die, wie ich gemeinsam mit Schelske fand, bei manchen sehr bedeutend ist, war früher übersehen worden, weil sie gewöhnlich erst ziemlich spät eintritt. Das destillirte Wasser wirkt nach v. Wittich, wenn man es in die Gefässe injicirt, zuckungerregend. Die feinsten Nervenzweige und die Muskeln selbst scheinen also durch das Wasser leichter erregt zu werden als die Nervenstämme, von denen man durch Wasser nur selten Zuckungen erhält. Auffallend unterscheidet sich das Ammoniak von den fixen Alkalien, da die letzteren zu den sichersten Reizmitteln gehören, während das Ammoniak nur sehr selten als Reiz wirkt*).

*) Eckhard, Zeitschr. f. rat. Med., n. F. Bd. 1. Kühne, Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1859 u. 1860. Schelske, Verh. des naturhistorischen Vereins zu Heidelberg, 1859. von Wittich, experimenta quaedam ad Halleri doctrinam etc., Königsberg 1857.

§. 165. Zeitlicher Verlauf und Fortpflanzung der Erregung.

1) Der Verlauf der Erregung ist abhängig von der Beschaffenheit des einwirkenden Reizes. Ein momentaner Reiz bewirkt nicht eine momentane Erregung, sondern eine Erregung von einer gewissen Dauer, welche zuerst zu einem Maximum ansteigt und dann wieder auf Null zurücksinkt. Dieser Verlauf ist im Wesentlichen der nämliche, ob er unmittelbar an dem gereizten Theil selbst, z. B. an dem direct gereizten Muskel, oder an einem mit dem gereizten Theil zusammenhängenden Organ, z. B. an dem zu dem gereizten Bewegungsnerven gehörenden Muskel, beobachtet wird. Bis jetzt ist überhaupt auf den Verlauf der Erregung meist nur aus dem Verlauf der Muskelzusammenziehung geschlossen worden. Lässt man einen Bewegungsnerven oder Muskel von einem instantanen elektischen Schlag (z. B. einem Oeffnungsinductionsschlag) durchfahren, so beginnt die Contraction des Muskels in einer verschwindend kurzen Zeit auf allen Punkten des Muskels gleichzeitig. Dabei geht aus dem in Fig. 76 dargestellten Verlauf der Zusammen-

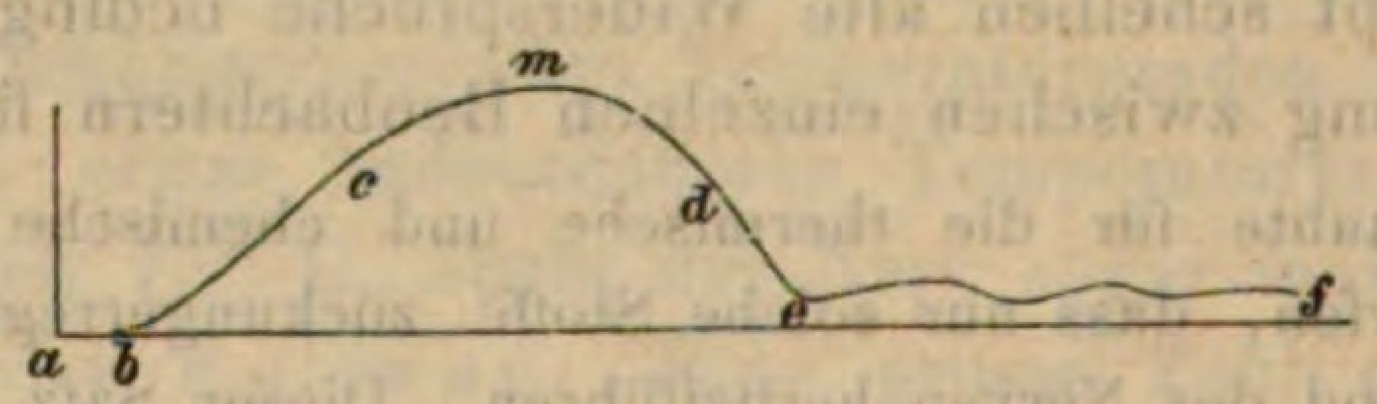


Fig. 76.

ziehung hervor, dass es zunächst eine gewisse Zeit braucht, bis die Reizung im Nerven überhaupt beginnt (Stadium der latenten Reizung, ab), dass hierauf der Reizungsvorgang anfangs mit zunehmender (bc) und später mit abnehmender Geschwindigkeit (cm) bis zu seinem Maximum ansteigt (Stadium der steigenden Energie), und dann zuerst mit zunehmender und später mit abnehmender Geschwindigkeit (md und de) wieder verschwindet (Stadium der sinkenden Energie). Schliesslich folgen noch einige von der Elasticität der Muskelsubstanz herrührende Längenschwingungen (ef). Das Stadium der latenten Reizung dauert, wenn der ganze sich contrahirende Muskel selbst von dem momentanen Reiz getroffen wird, ungefähr $^1|_{100}$ Sec., das Stadium der steigenden Energie 0,03—0,04 Sec., das Stadium der sinkenden Energie ist etwas kürzer, doch hört bei e die Verkürzung noch nicht völlig auf, sondern es nähert sich von hier an die Curve nur sehr allmälig der Abscissenaxe.

Die durch das Entstehen oder Verschwinden eines constanten Stromes im Nerven erzeugten Zuckungen gleichen vollständig den durch andere momentane Reize hervorgerufenen, wo nicht eine tetanisirende Wirkung des Stromes in Betracht kommt. Dagegen nimmt die tonische Zusammenziehung bei directer Muskelreizung durch den constanten Strom

den in Fig. 77 dargestellten Verlauf, in welchem bei s die Schliessung, bei o die Oeffnung des constanten Stromes gelegen ist.

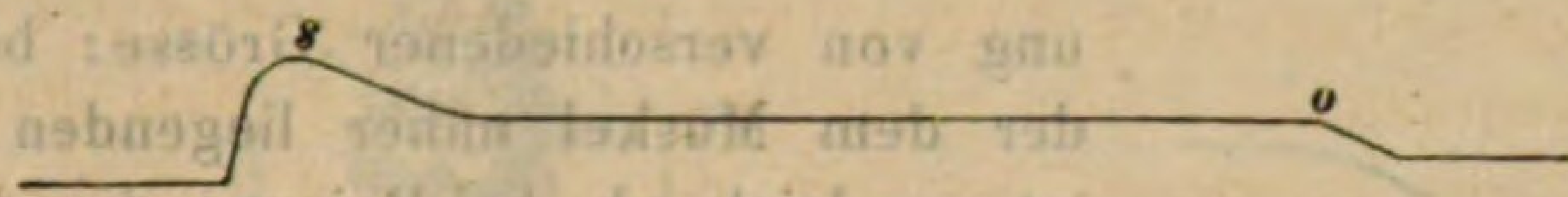


Fig. 77.

Die Contractionen der glatten Muskeln gleichen in ihrem Verlauf denjenigen der quergestreiften. Nur sind bei ihnen die Stadien der Zusammenziehung, die sich bei den quergestreiften Fasern höchstens nach Hunderttheilen einer Secunde messen, zu Minuten ausgedehnt*).

2) Fortpflanzung der Erregung. Jede Erregung pflanzt in der Richtung der Längsaxe der Nerven- oder Muskelfaser sich fort. Ein Ueberspringen der Erregung von einer Nervenfaser auf eine benachbarte findet hierbei innerhalb der pheripherischen Nerven im Allgemeinen nicht statt. Die letztere Thatsache wird als Gesetz der isolirten Leitung bezeichnet. Reizt man einen Nerven an einer Stelle seines Verlaufs, so pflanzt von dieser Stelle aus die Erregung nach beiden Richtungen sich fort: wird also ein gemischter, z. B. ein sensibler und motorischer Nerv von einem hinreichend starken Reize getroffen, so wird die Erregung ebensowohl nach dem Muskel geleitet, wo sie Zuckung bewirkt, wie nach dem Centralorgan, wo sie Empfindung hervorruft. Die Intensität der Erregung wächst bei ihrer Fortpflanzung im Nerven, so dass ein und derselbe Reiz um so stärkere Erregung hervorruft, eine je grössere Nervenlänge er durchlaufen hat (Pflüger).

Die innern Vorgänge, welche die Fortpflanzung der Erregung begleiten, stimmen, wie wir in den späteren §§. sehen werden, in allen Nerven, zu welchen peripherischen oder centralen Organen sie sich begeben mögen, überein. Die hieraus sich ergebende Schlussfolgerung, dass der Nerv nur als Leitungsorgan der verschiedenen Erregungen dient, wird durch die Thatsache bestätigt, dass die Enden functionell verschiedener Nerven nach ihrer Durchschneidung mit einander verheilen können, worauf bei der Reizung jenseits der Verwachsungsstelle doch das Organ, mit welchem der zusammengewachsene Nerv in Verbindung steht, anspricht: so stellen z. B. nach Verheilung eines peripherischen Hypoglossus- und centralen Vagusstumpfs auf Reizung des Vagus Bewegungen in der betreffenden Zungenhälfte sich ein (Philipeaux und Vulpian)*).

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung wird am Bewegungsnerven bestimmt, indem man nach einander durch Reizung zweier in verschiedener Entfernung vom Muskel befindlicher

*) Helmholtz, Müller's Arch. 1850 u. 1852. Wundt, ebend. 1859.
**) Philipeaux et Vulpian, journ. physiol. II.

Stellen diesen zur Zuckung bringt. In den zwei sonst völlig übereinstimmenden Zuckungscurven, deren Anfang in Fig. 78 wiedergegeben wurde, ist das Stadium der latenten Reizung von verschiedener Grösse: bei Reizung der dem Muskel näher liegenden Stelle m n ist es gleich a b, bei Reizung der dem Muskel ferner liegenden o p gleich a c, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit durch die Strecke p m ist also gleich der Zeit b c. Helmholtz fand auf diese Weise an dem Froschnerven eine mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung von 26,4 Meter in der Secunde. Im menschlichen Nerven ist diese Geschwindigkeit wenig grösser, sie scheint hier bei mässigen Reizen ungefähr 32 Meter in der Secuude zu betragen.

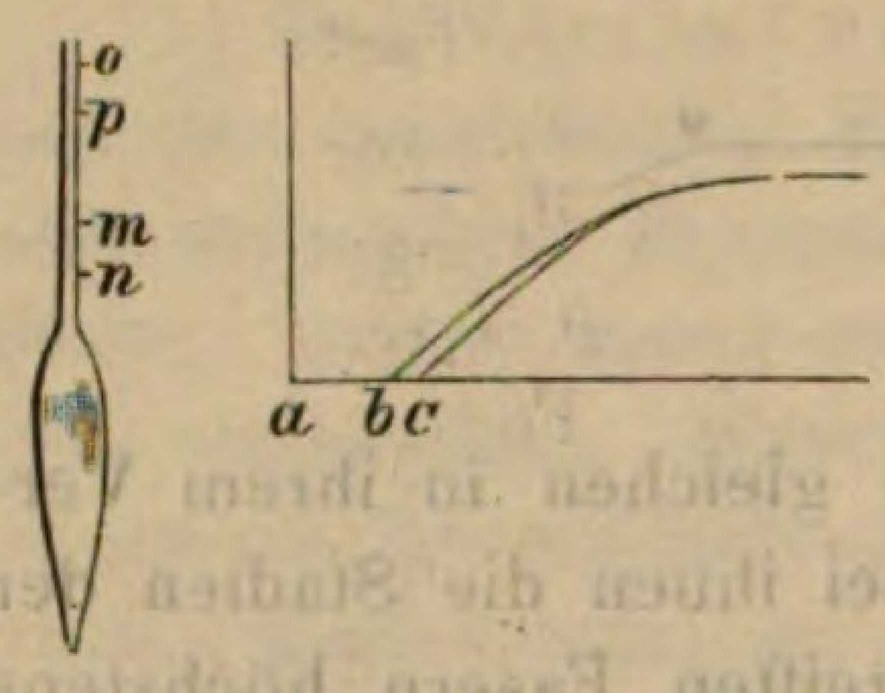


Fig. 78.

Weit langsamer geschieht die Fortpflanzung der Erregung im Muskel. Lässt man einen elektrischen Schlag durch eine Muskelstrecke gehen und von verschiedenen Stellen der Muskellänge unterhalb der gereizten Strecke die Zeit der beginnenden Contraction an dem zeitmessenden Instrument aufzeichnen, so beträgt nach Aeby die mittlere Fortpflanzungsgeschwindigkeit 0,8 bis 1,2 Meter in der Secunde.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den Empfindungsnerven lässt sich nur dadurch ermitteln, dass man nach einander zwei Stellen eines sensibeln Nerven oder seiner Ausbreitung reizt und jedesmal die Zeitdauer misst, nach welcher eine reflectorische Zuckung ausgelöst oder (beim Menschen) durch eine willkürliche Bewegung die Perception registrirt wird. Der Unterschied beider Zeiten ergibt die Fortpflanzungsdauer durch die gemessene Nervenstrecke. Da aber hierbei ein in seiner eigenen Dauer von sehr verschiedenen Momenten abhängiger Vorgang in dem Centralorgan sich einschiebt, so sind die Resultate sehr viel schwankender. So weit dieselben bis jetzt einen Schluss gestatten, scheint ein merklicher Unterschied der Fortpflanzungsgeschwindigkeit zwischen Empfindungs- und Bewegungsnerven nicht zu bestehen.

Den Verlauf der Muskelzusammenziehung nach einem momentanen Reiz hat Helmholtz ermittelt, indem er den Muskel seine eigene Zuckung auf einen mit grosser und gleichförmiger Geschwindigkeit sich bewegenden Cylinder aufzeichnen liess. An dem sonst zu graphischen Versuchen gebrauchten Kymographion (Fig. 44) ist für diesen Zweck die Umdrehungsgeschwindigkeit zu langsam. Helmholtz hat daher einen besonderen Apparat, das Myographion, construirt, dessen Umdrehungsgeschwindigkeit nicht nur viel bedeutender, sondern an welchem auch eine Vorrichtung zur Bestimmung der Dauer der latenten Reizung angebracht ist. Die Fig. 79 gibt eine Darstellung dieses Apparats. Es besteht derselbe 1) aus den Theilen, die den Muskel befestigen und seine Zuckung auf den rotirenden Cylinder übertragen, 2) aus dem rotirenden Cylinder und dem denselben bewegenden Uhrwerk und 3) aus den Vorrichtungen, die zur rechtzeitigen Auslösung des den Nerven treffenden Reizes dienen. Der Muskel ist an

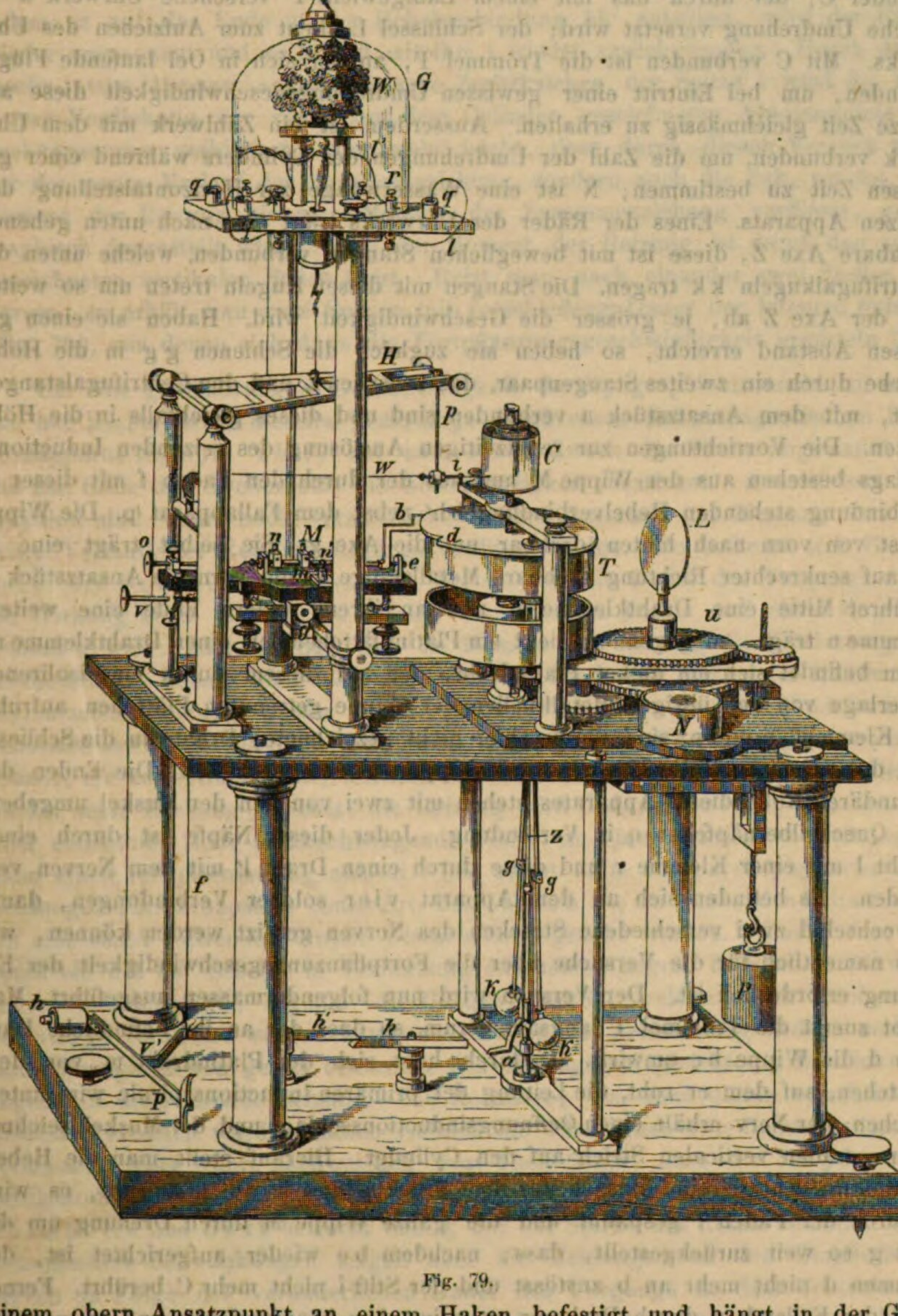


Fig. 79.

seinem obern Ansatzpunkt an einem Haken befestigt und hängt in der Glasglocke G eingeschlossen, deren Innenraum durch den feuchten Schwamm W den Nerven vor Eintrocknung schützt. Durch die Schraube s kann der Muskel höher oder tiefer gestellt werden. Vermittelst einiger Verbindungshaken hängt an der Sehne des Muskels der Hebel H, der vorn und hinten zwischen Spitzen drehbar ist, und der zwischen seinen vordern Spitzen die Stange p trägt, an welche der Zeichnenstift i angeschraubt ist. Dieser wird durch den über die Rolle t laufen-

den Faden w, der an dem festzuschraubenden drehbaren Stab o befestigt ist, zurückgezogen oder vorgelassen. Die Spitze i zeichnet auf den berussten Glascylinder C, der durch das mit einem Laufgewicht P versehene Uhrwerk u in rasche Umdrehung versetzt wird; der Schlüssel L dient zum Aufziehen des Uhrwerks. Mit C verbunden ist die Trommel T, an der sich in Oel laufende Flügel befinden, um bei Eintritt einer gewissen Umdrehungsgeschwindigkeit diese auf kurze Zeit gleichmässig zu erhalten. Ausserdem ist ein Zählwerk mit dem Uhrwerk verbunden, um die Zahl der Umdrehungen des Cylinders während einer gewissen Zeit zu bestimmen; N ist eine Wasserwaage zur Horizontalstellung des ganzen Apparats. Eines der Räder des Uhrwerks trägt eine nach unten gehende drehbare Axe Z, diese ist mit beweglichen Stangen verbunden, welche unten die Centrifugalkugeln k k tragen. Die Stangen mit diesen Kugeln treten um so weiter von der Axe Z ab, je grösser die Geschwindigkeit wird. Haben sie einen gewissen Abstand erreicht, so heben sie zugleich die Schienen g g in die Höhe, welche durch ein zweites Stangenpaar, das zwischen Z und den Centrifugalstangen liegt, mit dem Ansatzstück a verbunden sind und dieses gleichfalls in die Höhe ziehen. Die Vorrichtungen zur rechtzeitigen Auslösung des reizenden Inductionsschlags bestehen aus der Wippe M und aus der durch den Faden f mit dieser in Verbindung stehenden Hebelverbindung h h′ nebst dem Fallapparat p. Die Wippe M ist von vorn nach hinten drehbar um die Axe g. Sie selbst trägt eine in darauf senkrechter Richtung drehbare Metallstange e, die vorn ein Ansatzstück b, in ihrer Mitte eine Drahtklemme m und an ihrem andern Ende eine weitere Klemme n trägt. m gegenüber liegt ein Platinplättchen mit einer Drahtklemme n′. In m befindet sich ein dicker Platindraht, der auf diesem durch eine isolirende Unterlage von den übrigen Metalltheilen der Wippe getrennten Plättchen aufruht. Die Klemmen n und n′ sind durch (hier nicht gezeichnete) Drähte in die Schliessung der primären Rolle eines Inductionsapparates eingeschaltet. Die Enden der secundären Rolle dieses Apparates stehen mit zwei von den den Muskel umgebenden Quecksilbernäpfchen q in Verbindung. Jeder dieser Näpfe ist durch einen Draht l mit einer Klemme r und diese durch einen Draht l′ mit dem Nerven verbunden. Es befinden sieh an dem Apparat vier solcher Verbindungen, damit abwechselnd zwei verschiedene Strecken des Nerven gereizt werden können, wie dies namentlich für die Versuche über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung erforderlich ist. Der Versuch wird nun folgendermassen ausgeführt. Man dreht zuerst die Trommel T langsam herum, so dass der an ihr befindliche Daumen d die Wippe b e umwirft. Dadurch hebt sich der Platindraht m von dem Plättchen, auf dem er ruht, die Leitung der primären Inductionsspirale wird unterbrochen, der Nerv erhält einen Oeffnungsinductionsschlag, und der Muskel zeichnet einen geraden verticalen Strich auf den Cylinder. Hierauf stellt man die Hebelverbindung h h′ so ein, dass h auf dem Stück a und h′ auf h aufruht, es wird dadurch der Faden f gespannt und die ganze Wippe M durch Drehung um die Axe g so weit zurückgestellt, dass, nachdem b e wieder aufgerichtet ist, der Daumen d nicht mehr an b anstösst und der Stift i nicht mehr C berührt. Ferner wird der Fallstab p durch Drehung um seine Axe h aufgerichtet und an o angelehnt. Nun zieht man das Uhrwerk auf und lässt die Trommel mit dem Cylinder sich in Bewegung setzen. Ist jene Geschwindigkeit erreicht, bei welcher a in die Höhe gehoben wird und sich mit den Centrifugalkugeln herumbewegt, so sinkt der Hebel h auf seiner gegen h′ gerichteten Seite, der Faden f erschlafft, in Folge dessen dreht sich die Wippe M nach vorn, i berührt nun C, und d stösst an b

an. Dadurch wird der Oeffnungsinductionsschlag ausgelöst, und der Muskel zeichnet seine Zuckung auf den rotirenden Cylinder. Im Moment aber, in welchem M vorfällt, muss auch p, das an o nur eben berührend anlag, niederfallen; indem es auf das Ende v' der Hebelverbindung hh' aufstösst, wird der Faden wieder angespannt und so M und mit ihm i wieder zurückgezogen. Durch dieses rasche, vom Apparat selbst besorgte Zurückziehen der Spitze i wird die allzu grosse Verdickung der von i auf dem Cylinder gezeichneten Abscissenlinie der Zuckungscurve verhindert. Man sieht leicht, dass durch diesen Versuch nicht nur der ganze Verlauf der Zusammenziehung, sondern auch die Zeit, welche vom Moment der Reizung bis zum Moment der Zusammenziehung verfliesst, genau graphisch dargestellt wird. Denn der Moment der Reizung ist durch den zuerst gezeichneten vertikalen Strich fixirt. Reizt man nach einander zwei Stellen des Nerven, so erhält man zwei Curven mit verschiedener Dauer der latenten Reizung (Fig. 78), aus denen sich dann die Fortpflanzungsgeschwindigkeit ermitteln lässt.

Um eine gleichförmigere Geschwindigkeit der Myographiontrommel zu erhalten, hat Helmholtz dieselbe neuerdings durch einen elektromagnetischen Rotationsapparat regulirt; Thiry hat zum selben Zweck die Sirene angewandt und aus der Höhe des Sirenentons die Geschwindigkeit bestimmt. Ausser dem Myographion sind dann noch verschiedene andere Apparate zur Messung des zeitlichen Verlaufs der Reizungsvorgänge benützt worden. So bediente sich Helmholtz der Pouillet'schen Methode, bei welcher die Dauer des Vorgangs durch die Wirkung eines elektrischen Stroms von gleicher Dauer auf einen Magneten gemessen wird: man bewirkt also im Moment der Reizung die Schliessung des zeitmessenden Stroms und lässt den letzteren durch den Muskel im Moment der beginnenden Zuckung wieder öffnen. Schelske, Hirsch und Kohlrausch benützten astronomische Registrirapparate. Fick hat ein Pendelmyographion gebaut, ein schweres Pendel, welches eine berusste Glasplatte trägt, auf die der Muskel seine Zuckung zeichnet; die Reizung wird dadurch bewirkt, dass das von einer constanten Höhe herabschwingende Pendel an einer bestimmten Stelle seiner Bahn einen Inductionsschlag auslöst. Ich selbst habe für psychophysische Zeitmessungen ein Chronoskop construirt, bei welchem die zu messenden Zeitmomente auf eine rasch rotirende berusste Glasscheibe registrirt werden. Eine Feder, die durch ein mit der Scheibe in Verbindung stehendes Steigrad in tönende Schwingungen versetzt wird, regulirt die Geschwindigkeit, welche durch Variiren der Federlänge verändert werden kann; zum Zweck der Zeitmessung endlich zeichnet eine Stimmgabel von genau bekannter Schwingungszahl gleichzeitig ihre Schwingungen auf die rotirende Scheibe. Die Resultate, die nach diesen verschiedenen Methoden erhalten wurden, lassen vielfach die wünschenswerthe Uebereinstimmung vermissen. Dies rührt nachweislich zum Theil daher, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit für eine constante Grösse gehalten wurde, während sie, wie schon Helmholtz und Baxt bemerkt haben, mit der Stärke des Reizes zunimmt. Noch bedeutendere Schwankungen zeigen aber die Messungen an den Empfindungsnerven in Folge der veränderlichen Dauer des Vorgangs in dem Centralorgan, welcher dem Willensimpuls vorangeht, und dessen Zeitdauer nicht bloss sehr beträchtlich von der Stärke des Reizes sondern auch von einer Anzahl anderer Momente abhängt, die nicht immer constant erhalten werden können.

Zur Aufzeichnung der tonischen Muskelcontraction unter dem Einfluss des constanten Stroms und der bei tetanischer Erregung des Nerven eintretenden dauernden Contractionen benützte ich das gewöhnliche Kymographion. Um, ab-

gesehen von dem Verlauf der Zusammenziehung, bloss die Zuckungshöhe zu fixiren, hat Pflüger den Hebelapparat des Myographions vor eine berusste Glasplatte gesetzt, auf welcher nun der Muskel seine Zuckung in Gestalt eines verticalen Strichs notirt. Zur Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel wurde von Aeby folgende Methode angewandt. Er spannte den Muskel horizontal auf eine feste Unterlage und setzte an zwei verschiedenen Stellen seiner Länge je ein Stäbchen auf denselben, das in dem Moment gehoben wurde, in welchem die betreffende Stelle in Contraction gerieth. Jedes Stäbchen war mit einem Hebel verbunden, der seine Bewegung auf den rotirenden Cylinder des Myographion zeichnete, und die beiden Stäbchen waren so eingestellt, dass sie senkrecht über einander liegende Punkte des Cylinders berührten. So ergab sich aus dem Zwischenraum zwischen den Anfangspunkten der von jedem Stäbchen gezeichneten Curve unmittelbar die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung im Muskel *).

§. 166. Veränderungen der Erregbarkeit durch elektrische Ströme.

Der constante Strom verändert die Erregbarkeit der Nerven und Muskeln theils während seines Bestehens, theils hinterlässt er solche Veränderungen nach seinem Aufhören. Wir haben daher 1) Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus und 2) Nachwirkungen des Elektrotonus zu unterscheiden. Von diesen Einflüssen des constanten Stroms in mancher Beziehung verschieden sind dann 3) die Erregbarkeitsveränderungen durch kurz dauernde Ströme.

1) Die Veränderungen der Erregbarkeit im Elektrotonus werden durch das folgende allgemeine Gesetz bestimmt: Wird ein Theil der Länge eines Nerven von einem constanten Strom durchflossen, so ist während der Dauer des Stroms sowohl in der vom Strom durchflossenen oder intrapolaren Strecke als in einer beliebigen dies- oder jenseits gelegenen extrapolaren Nervenstrecke die Erregbarkeit verändert, und zwar ist sie erhöht im Bereich der negativen Elektrode, der Kathode, dagegen erniedrigt im Bereich der positiven Elektrode, der Anode. Man kann daher das Gesetz auch so ausdrücken: Jede Nervenstrecke im Zustand des Katelektrotonus besitzt eine erhöhte, jede Nervenstrecke im Zustand des Anelektrotonus eine verminderte Erregbarkeit. Zwischen den Elektroden befindet sich ein Punkt, an welchem der Katelektrotonus in den Anelektrotonus übergeht, und an welchem die Erregbarkeit unverändert bleibt. Die Lage dieses Punktes richtet sich nach der Stärke des constanten

*) Helmholtz, Müllers Archiv 1850 u. 1852, Berliner Monatsber. 1857. Schelske, Müller's Archiv 1864. Hirsch, Moleschott's Untersuchungen Bd. 9. Kohlrausch, Jahresber. des Frankf. physik. Ver. 1865. Aeby Untersuchungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Reizung in den Muskeln, Braunschweig 1862. Fick, med. Physik 2. Aufl. Vgl. ferner meine demnächst erscheinenden „Untersuchungen über den Zeitsinn“.

Stromes: er rückt der negativen Elektrode um so näher, je stärker der Strom wird. In den extrapolaren Stellen nimmt mit der Entfernung von den Elektroden die Erregbarkeitsveränderung ab und schwindet endlich ganz. Die Ausbreitung der Veränderung ist von der Stärke des constanten Stroms abhängig: je mehr diese wächst, um so weiter erstreckt sich die Erregbarkeitsveränderung auf der Seite beider Elektroden, doch geschieht dies nicht auf beiden Seiten gleichmässig, sondern bei den schwächsten Strömen ist die Strecke des extrapolaren Anelektrotonus grösser als diejenige des extrapolaren Katelektrotonus, bei den stärksten Strömen aber kehrt sich das Verhältniss um. Wir können uns dieses Gesetz der Veränderungen der elektrotonischen Erregbarkeit mit wachsender Stromstärke durch die Fig. 80 versinnlichen. In derselben sind

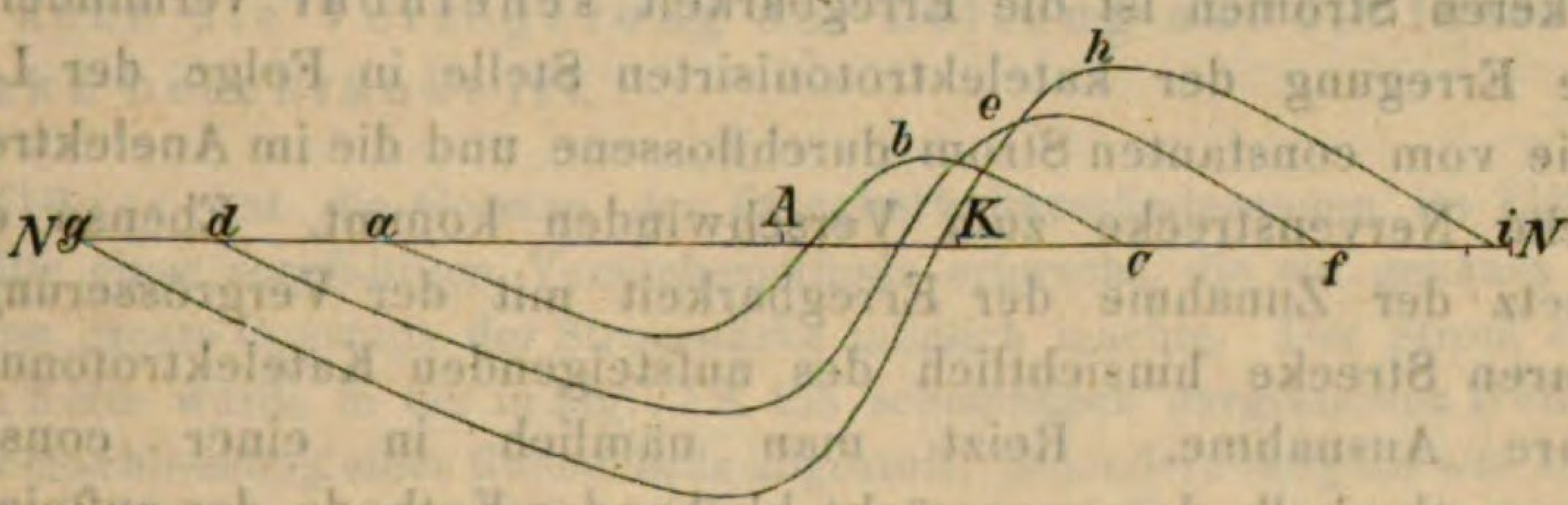


Fig. 80.

auf der Abscissenlinie N N, welche die Nervenlänge bedeutet, die Zunahmen der Erregbarkeit als nach oben gerichtete, die Abnahmen der Erregbarkeit als nach unten gerichtete Ordinaten aufgetragen. A K ist die vom Strom durchflossene Nervenstrecke, a b c ist die Curve der Erregbarkeitsveränderungen bei einem schwachen Strom, d e f ist diese Curve bei einem mittelstarken und g h i bei einem starken Strom. Die Curven der Erregbarkeitsveränderung werden also bei wachsender Stromstärke nicht nur grösser, sondern verrücken sich zugleich in der Richtung der Kathode, so dass die Strecke des intrapolaren Katelektrotonus bedeutend abnimmt, die des extrapolaren Katelektrotonus aber nicht bloss absolut sondern auch relativ zunimmt. Um die Beziehung der beiden elektrotonischen Zustände zu der Richtung des Stromes im Nerven festzustellen, bezeichnet man, wenn sich bei i das centrale, bei g das peripherische (Muskel-)Ende des Nerven befindet, den Zustand in A g als Zustand des extrapolaren absteigenden Anelektrotonus und den Zustand in K i als Zustand des extrapolaren aufsteigenden Katelektrotonus. Befindet sich umgekehrt bei i das peripherische und bei g das centrale Ende, so ist A g im Zustand des aufsteigenden Anelektrotonus und K i im Zustand des absteigenden Katelektrotonus. Diese Unterscheidung ist desshalb wichtig, weil die Zustände des aufsteigenden Anelektrotonus und Katelektrotonus nicht unmittelbar geprüft werden können, da von der aufsteigend elektrotonisirten Stelle aus die Reizung durch die vom constanten Strom durch-

flossene sowie durch die im umgekehrten Sinne elektrotonisirte Stelle geleitet werden muss und daher der Effect der Reizung nicht bloss von der Reizbarkeit der wirklich gereizten Stelle sondern auch von der Leitungsfähigkeit jenes ganzen Nervenabschnitts, durch welchen sich die Erregung zum Muskel fortpflanzt, abhängt. Beim absteigenden Elektrotonus tritt dagegen die Reizung unmittelbar aus der elektrotonisirten Strecke in den Muskel über. So kommt es, dass man nur beim absteigenden Katelektrotonus und Antelektrotonus das Gesetz der elektrotonischen Veränderungen der Reizbarkeit vollkommen ungetrübt beobachtet, während unter den aufsteigenden Veränderungen mit Sicherheit bloss die verminderte Erregbarkeit im Anelektrotonus, die erhöhte Erregbarkeit des Katelektrotonus aber nur bei schwachen Strömen zu beobachten ist. Bei stärkeren Strömen ist die Erregbarkeit scheinbar vermindert, indem die Erregung der katelektrotonisirten Stelle in Folge der Leitung durch die vom constanten Strom durchflossene und die im Anelektrotonus befindliche Nervenstrecke zum Verschwinden kommt. Ebenso erfährt das Gesetz der Zunahme der Erregbarkeit mit der Vergrösserung der intrapolaren Strecke hinsichtlich des aufsteigenden Katelektrotonus eine scheinbare Ausnahme. Reizt man nämlich in einer constanten Entfernung oberhalb der unverrückt bleibenden Kathode des aufteigenden Stroms, während man die Grösse der intrapolaren Strecke durch Verschieben der Anode verändert, so zeigt sich, dass nur bei den schwächsten Strömen mit der Verlängerung der intrapolaren Strecke die Zuckungsgrösse zunimmt, dass dagegen bei stärkeren Strömen von einer längeren Strecke ein geringerer Zuckungszuwachs als von einer kürzeren zu erhalten ist, ja dass zuletzt die längere Strecke Zuckungsabnahme gibt, während die kürzere noch Zuckungszunahme zeigt. Auch diese Abweichungen erklären sich unmittelbar aus der mit wachsender Stromstärke abnehmenden Leitungsfähigkeit.

Die aus den angeführten Thatsachen zu erschliessende Veränderung der Leitungsfähigkeit wird durch die directe Untersuchung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Elektrotonus bestätigt. Aus ihr ergibt sich, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit sowohl in der anelektrotonischen als in der katelektrotonischen Stelle vermindert ist. Diese Verminderung nimmt zu mit der Stromstärke. Sie hat, wie v. Bezold ermittelt hat, ihre Maxima in der Gegend der Elektroden und sinkt von diesen aus sowohl in intrapolarer wie in extrapolarer Richtung. Doch breitet sich die Abnahme der Leitungsfähigkeit auf der Seite der Anode weiter aus als auf der Seite der Kathode. Dies entspricht der in §. 161 erwähnten Thatsache, dass auch die elektrische Veränderung im Elektrotonus weiter auf Seite der Anode sich ausbreitet. Ueberschreitet der constante Strom eine gewisse Intensität, so wird die Leitungsfähigkeit an zwei Stellen in der Gegend der Elektroden gänzlich aufgehoben. Der Grund für die scheinbare Erregbarkeitsabnahme im aufsteigenden

Katelektrotonus liegt somit vorzugsweise an diesen beiden Stellen mit sehr verminderter oder gänzlich aufgehobener Leitungsfähigkeit, die eine oberhalb des constanten Stromes einwirkende Erregung zu durchlaufen hat.

Die Erregbarkeitsveränderungen des Muskels im elektrotonischen Zustand weichen darin von denjenigen des Nerven ab, dass sie sich, wie der Elektrotonus selbst, auf die vom Strom durchflossene Muskelstrecke beschränken. Reizt man daher oberhalb oder unterhalb dieser Strecke, so findet man, dass der Strom auf die Zuckungshöhe ohne jeden Einfluss ist. Die extrapolaren Erregbarkeitsveränderungen fehlen also hier vollständig. Dagegen wird nach v. Bezold die Fortpflanzung des Reizes durch die durchflossene Strecke ähnlich wie beim Nerven verzögert, mit dem Unterschiede jedoch, dass auch die Verzögerung der Leitung auf die intrapolare Strecke beschränkt ist.

Pflüger hat die Gesetze der Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus mit Hülfe einer sorgfältigen Versuchsmethode erforscht, die ein genaues Abstufen und eine grosse Constanz der Stromstärke möglich machte. Der Strom einer constanten Kette wurde in der in Fig. 72 S. 455 schematisch dargestellten Weise mittelst der Nebenschliessung eines Rheochords abgestuft; besondere Sorgfalt war auf die Unpolarisirbarkeit der an den Nerven angelegten Elektroden verwandt. Zur Reizung wurde bald der Schliessungs- oder Oeffnungsschlag einer Inductionsvorrichtung bald der Strom einer zweiten galvanischen Kette benützt. Auch diesen reizenden Strom setzte Pflüger mittelst unpolarisirbarer Elektroden mit dem Nerven in Verbindung. Bei der Anwendung von Inductionsschlägen als Reizmittel ist dies jedoch nicht unbedingt erforderlich, da die Inductionsströme zu kurz dauern, um eine merkliche Polarisation hervorzurufen. Am zweckmässigsten ist für diese wie für alle Untersuchungen, wo es sich um eine möglichste Constanz des Reizmittels handelt, die Anwendung der Schliessungsinductionsschläge; die Oeffnungsschläge haben zwar den Vorzug kürzerer Dauer, können aber wegen des überspringenden Funkens nicht vollkommen gleichmässig erhalten werden. Pflüger hat zwar diese Ungleichmässigkeiten zu vermeiden gesucht, indem er durch ein besonderes Instrument (einen elektro-magnetischen Fallapparat) die Oeffnung der Kette immer mit der nämlichen Geschwindigkeit vornehmen liess, aber der angeführte Uebelstand wird dadurch nicht ganz gehoben.

Einer besonderen Modification bedarf die Versuchsmethode, um auf die Untersuchung der Erregbarkeit der intrapolaren Strecke Anwendung finden zu können. Pflüger erforschte zu diesem Zweck zunächst die Abhängigkeit der totalen Erregbarkeit der intrapolaren Strecke von der Stromstärke. Er schaltete in den Kreis einer constanten Kette, deren Stromstärke wieder durch einen als Nebenschliessung benützten Rheochord abgestuft werden konnte, gleichzeitig eine Nervenstrecke und die secundäre Spirale einer Inductionsvorrichtung ein. Er liess nun abwechselnd durch Schliessung eines Stroms in der primären Spirale einen inducirten Strom durch den Nerven gehen, während der ihn durchfliessende constante Strom bald geschlossen bald geöffnet war. Es ergab sich hierbei, dass die totale Erregbarkeit durch schwache constante Ströme erhöht wurde, und dass diese Erhöhung allmälig bis zu einem gewissen Maximum zunahm, von da an aber wieder sank und endlich in eine Erregbarkeitsabnahme überging. Da nun nach

den über die extrapolare Erregbarkeit ermittelten Thatsachen nicht angenommen werden kann, dass die Erregbarkeit in jedem Punkt der intrapolaren Strecke dieselbe sei, so war schon hiernach mit Wahrscheinlichkeit vorauszusetzen, dass, wie es die Fig. 80 versinnlicht, bei schwachen Strömen ein grösserer Theil der intrapolaren Strecke im Zustand der erhöhten Erregbarkeit und bei starken Strömen ein grösserer Theil im Zustand der verminderten Erregbarkeit sich befinde. Dies hat denn auch Pflüger durch die Prüfung der partiellen Erregbarkeit der intrapolaren Strecke thatsächlich erwiesen. Er substituirte für diesen Zweck dem elektrischen den chemischen Reiz, indem er eine ziemlich lange Nervenstrecke zwischen die Pole nahm, von derselben aus an verschiedenen Stellen ihrer Länge durch Unterschieben eines Kochsalztropfens Tetanus hervorbrachte und dann abwechselnd den Strom geöffnet und geschlossen hielt, wobei je nach dem Punkt der Reizung bald Zunahme bald Abnahme des Tetanus eintrat *).

2) Nachwirkungen des Elektrotonus. Der Elektrotonus hinterlässt Erregbarkeitsveränderungen, welche je nach der Lage der Elektroden in einer Erregbarkeitszunahme oder in einer Erregbarkeitsabnahme bestehen können. Man bezeichnet die erste als positive, die zweite als negative Modification. Genauer untersucht sind bis jetzt nur die extrapolaren Erregbarkeitsveränderungen. Hier ergibt sich, dass der Kateletrotonus nach seinem Verschwinden eine kurz dauernde negative Modification hinterlässt, die sehr bald einer länger anhaltenden positiven Modification Platz macht, und dass der Anelektrotonus in eine allmälig wachsende positive Modification übergeht. Die Erregbarkeitsveränderungen der intrapolaren Strecke scheinen sich entsprechend zu erhalten: bei den allerschwächsten Strömen beobachtet man vermöge des überwiegenden Katelektrotonus zuerst eine kurzdauernde negative Modification, die dann in die positive überspringt, bei stärkeren Strömen sieht man in Folge des überwiegenden Anelektrotonus sogleich die positive Modification hervortreten (Pflüger). Die Dauer der negativen Modification nach der Oeffnung nimmt bis zu einer gewissen Grenze mit der Dauer des schwachen modificirenden Stromes zu, was sich in der beträchtlichen Verlängerung des Stadiums der latenten Reizung ausspricht (Wundt).

Constante Ströme von nicht zu kurzer Dauer bewirken ferner bei ihrem Verschwinden eine Erregung, welche als Oeffnungszuckung oder auch, namentlich wenn der Strom eine aufsteigende Richtung hatte, als Oeffnungstetanus auftritt. Diese Erregung hat in dem Aufhören des Anelektrotonus ihre Ursache, wie sich dadurch nachweisen lässt, dass ein bei der Oeffnung eines absteigenden constanten Stroms ausbrechender Tetanus im Moment sistirt wird, wenn man durch Zerschnei-

*) Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Heft 1, Giessen 1855. Pflüger, Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, Berlin 1859. von Bezold, Untersuchungen über die elektrische Reizung der Nerven und Muskeln, Leipzig 1861.

den der intrapolaren Nervenstrecke den oberen anelektrotonischen Theil abtrennt, während der nach Oeffnung des aufsteigenden Stroms entstehende Tetanus durch Abschneiden des katelektrotonischen Theils des Nerven nicht unterbrochen wird. Ein so als Nachwirkung des Elektrotonus entstandener Tetanus wird, falls derselbe durch schwache oder mittelstarke Ströme verursacht war, momentan beruhigt, wenn man den constanten Strom wieder in derselben Richtung schliesst, und er wird verstärkt, wenn der constante Strom in der entgegengesetzten Richtung geschlossen wird. Auf einen durch starke Ströme hervorgerufenen Oeffnungstetanus aber wirkt bei jeder Stromesrichtung die Schliessung schwächend und die Oeffnung verstärkend.

Beim Muskel sind die Nachwirkungen ebenso wie die unmittelbaren Wirkungen des Elektrotonus auf die vom Strom durchflossene Strecke beschränkt. Nach der Oeffnung eines constanten Stromes, der längere Zeit den Muskel durchflossen hat, geräth derselbe in eine dauernde Zusammenziehung, die nur langsam sich wieder ausgleicht. Schliessung des entgegengesetzt gerichteten Stromes verstärkt diese Zusammenziehung, Schliessung des gleich gerichteten hebt sie auf.

Die beim Oeffnen der Kette eintretenden Erregungen sind schon lange unter dem Namen der Modificationen der Erregbarkeit bekannt. Ritter beobachtete zuerst den Oeffnungstetanus bei aufsteigendem Strom (Ritter'scher Tetanus), von Volta wurde die nach längerem Geschlossensein erhöhte Erregbarkeit für den Strom der entgegengesetzten Richtung wahrgenommen (Volta'sche Alternative). Gleichzeitig und unabhängig von einander fanden Rosenthal und ich die Analogie der Modification bei absteigendem mit derjenigen bei aufsteigendem Strome. Von Pflüger wurde dann der Zusammenhang dieser Nachwirkungen des Elektrotonus mit den Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus dargethan. Die Zusammenziehungen des Muskels nach längerer Einwirkung des Stroms auf denselben haben den Character tonischer Contractionen *).

3) Erregbarkeitsveränderungen durch kurz dauernde Ströme. Ein instantaner Stromstoss hinterlässt dieselben Nachwirkungen wie der constante Strom von längerer Dauer, nur sind dieselben schwächer und vergänglicher. Diese schwachen Wirkungen können aber cumulirt werden, wenn viele instantane Stromstösse nach einander den Nerven treffen (Wundt). Entscheidend ist hierbei die Schnelligkeit, mit welcher die Stromstösse nach einander kommen. Folgen sich nämlich dieselben so schnell, dass der Muskel tetanisch contrahirt bleibt, so tritt der folgende Stromstoss schon ein, wenn die intrapolare Strecke durch den vorhergehenden noch in negativer Modification begriffen ist. Die tetanische Contraction nimmt daher, indem die einzelnen negativen Modificationen sich häufen, allmälig ab; nur im Anfang der tetanischen

*) Pflüger, a. a. O. Heidenhain, Archiv f. physiol. Heilk., Bd. 1. Wundt, ebend. Bd. 2. Rosenthal, Zeitschr. f. rat Med., 3. R. Bd 4. Die ältere Literatur vergl. bei du Bois-Reymond, Untersuchungen Bd. 1.

Contraction finden die neuen Stromstösse häufig noch positive Modification vor, wo dann ein unter Umständen mehrere Secunden dauerndes Stadium langsam zunehmender Contraction zu beobachten ist. Bestehen zwischen den einzelnen Stromstössen grössere Pausen, so dass der Muskel nach einem jeden mindestens seine Zuckung völlig beendet, so kann jeder folgende Stromstoss eine positive Nachwirkung des ihm vorausgegangenen in der intrapolaren Strecke vorfinden, und diese Wirkung kann nun durch die weiter nachfolgenden Stromstösse bedeutend cumulirt werden, so dass die Zuckungshöhen fortwährend wachsen und schliesslich nach einem Stromstoss ein Tetanus ausbricht. Je öfter der Muskel von Stromstössen gleicher Richtung erregt wird, um so weiter müssen die einzelnen Erregungen in der Zeit auseinander liegen, um eine Anhäufung positiver Nachwirkungen zu erzielen, und schliesslich wird diese Zeit unendlich, d. h. der folgende Stromstoss findet unter allen Umständen nur noch negative Modification vor. Die durch Cumuliren der negativen Modification erzeugte Zuckungsabnahme wird Ermüdung genannt.

Die Erregbarkeitserhöhung durch kurz dauernde Ströme kann am leichtesten bei absteigenden Stromstössen, die in geeigneten Zeitzwischenräumen (von 2—4 Sec.) auf einander folgen, beobachtet werden. Ihre schwächere Ausbildung bei aufsteigendem Strome hat wahrscheinlich darin ihren Grund, dass die Erregung durch sehr kurz dauernde Ströme stets eine Schliessungserregung ist (§. 163). Nun ist aber mit jeder Schliessung eine Herabsetzung der Erregbarkeit in der anelektrotonisirten Strecke verbunden, und diese letztere hat die Erregung zu passiren, wenn der Strom aufsteigend gerichtet ist. Ein durch Modification mittelst absteigender Stromstösse entstandener Tetanus wird daher auch durch einen schwachen constanten Strom von gleicher Richtung verstärkt, durch einen aufsteigenden Strom aber geschwächt v. Bezold und Engelmann fanden, dass abwechselnd gerichtete Inductionsstösse, welche selbst noch nicht Zuckung erregen, allmälig die Reizbarkeit erhöhen, so dass nach einiger Zeit Reizung eintritt. Wahrscheinlich ist diese Beobachtung gleichfalls hierher zu rechnen. Da nämlich der absteigende Strom den aufsteigenden sehr bedeutend an Wirksamkeit übertrifft, so erhält man bei der Behandlung mit abwechselnd gerichteten Stromstössen von nahehin gleicher Stärke dennoch Modification durch den absteigenden Strom Die Untersuchung der Modification durch kurz dauernde Ströme ist übrigens nur unvollständig erforscht, da die Erregbarkeitsveränderungen in den extrapolaren Nervenstrecken für diesen Fall noch nicht hinreichend verfolgt sind *).

4) Zusammenhang der elektrischen Reizungserscheinungen mit den Erregbarkeitsveränderungen durch den elektrischen Strom. Die in §. 163 erörterten elektrischen Reizungserscheinungen können grossentheils unmittelbar aus den soeben dargestellten Erregbarkeitsveränderungen abgeleitet werden. Da der Katelektrotonus die Erregbarkeit erhöht, der Anelektrotonus sie herabsetzt (1), beim Abklingen des Elektrotonus aber im Bereich der Kathode zunächst

*) Wundt, Arch. f. Anat. u. Phys. 1859 u. 1861.

negative, im Bereich der Anode aber alsbald positive Modification besteht (2), so liegt es nahe die Erregung bei der Schliessung der Kette auf das Entstehen des Katelektrotonus, die Erregung bei der Oeffnung aber auf das Verschwinden des Anelektrotonus zurückzuführen. In der That wird dies durch die Beobachtung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Nervenerregung bei verschiedener Richtung der erregenden constanten Ströme bestätigt. Hierbei ist jedoch Folgendes zu beachten. Wir haben in §. 163 bemerkt, dass der Strom eine gewisse Dauer haben muss, um erregend zu wirken. Es geht hieraus hervor, dass vom Moment des Stromeintritts an bis zum Beginn der Erregung eine Vorbereitungszeit verfliesst. Diese Vorbereitungszeit nimmt aber mit der Verstärkung des Stroms ab, während gleichzeitig die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wächst, so dass im Allgemeinen die Zeit der latenten Reizung bei wachsender Stromstärke fortan kleiner werden muss. Die Prüfung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit bei verschiedener Richtung der Ströme liefert daher auch nur bei constant bleibender Intensität derselben vergleichbare Resultate. Unter Beachtung dieser Bedingung findet man nun, wie zuerst v. Bezold zeigte, dass die Zeit der latenten Reizung am kürzesten ist bei der Schliessungserregung des absteigenden Stroms (wo die negative oder reizende Elektrode gegen den Muskel hin liegt), dass sie schon bei schwachen Strömen länger ist, wenn der Strom die aufsteigende Richtung hat, dass sie dann ferner hier mit wachsender Stromstärke zunimmt, weil die Erregung die Stellen von verminderter Leitungsfähigkeit zu durcheilen hat, während sie beim absteigenden Strom, wie es der allgemeinen Beziehung zwischen Vorbereitungszeit, Fortpflanzungsgeschwindigkeit und Stromintensität entspricht, continuirlich mit wachsender Stromstärke abnimmt.

Aus dem Satz, dass der Katelektrotonus bei seinem Entstehen und der Anelektrotonus bei seinem Verschwinden als Reiz wirkt, ergibt sich unmittelbar das Zuckungsgesetz für verschiedene Stärke der Ströme. Da nämlich beim absteigenden Strom die Kathode gegen den Muskel hin liegt, so wird dieser Strom im Allgemeinen innerhalb der Grenzen, in welchen er überhaupt Zuckung erregt, Schliessungszuckung hervorrufen. Beim starken aufsteigenden Strom fehlt dagegen die Schliessungszuckung, weil der durch das Entstehen des Katelektrotonus gesetzte Reiz an der im Anelektrotonus befindlichen Strecke mit verminderter Erregbarkeit abprallt, bei schwächeren Strömen tritt die Schliessungszuckung ein, indem hier der Katelektrotonus sich über einen grösseren Theil der intrapolaren Strecke ausbreitet (vergl. Fig. 80). Die Oeffnungszuckung erfolgt bei aufsteigendem Strom erst bei grösserer Stromstärke als die Schliessungszuckung, weil sie von einer tieferen und daher minder erregbaren Nervenstelle ausgeht als diese. Bei absteigendem Strom entsteht die Oeffnungszuckung bald mit, bald vor oder nach der Schliessungszuckung, weil einerseits zwar das Verschwinden des

Anelektrotonus immer schwächer reizt als das Entstehen des Katelektrotonus, doch aber anderseits die Erregung dort von einer höheren, also reizbareren Nervenstelle aus geschieht. Dass endlich die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stroms bei schwächeren Strömen eintritt als die Schliessungszuckung des absteigenden erklärt sich ebenfalls daraus, dass dort eine höher gelegene, erregbarere Nervenstelle vom Reize getroffen wird.

In derselben Weise lässt das Gesetz der Erregung durch kurz dauernde Ströme sich ableiten. Jeder instantane Stromstoss ist eigentlich aus einer rasch sich folgenden Schliessung und Oeffnung zusammengesetzt. Da aber nach dem Zuckungsgesetz die Schliessungserregung die wirksamere ist, und da nach dem Gesetz der Nachwirkungen des Elektrotonus die Oeffnungserregung bis zu einer gewissen Grenze mit der Dauer des constanten Stroms wächst, so ist von vornherein zu erwarten, dass bei instantanen Stromstössen die Schliessungserregung überwiegen werde. In der That hat sich uns in §. 163 schon ergeben, dass die Erregung durch die schwächsten Ströme ausschliesslich als eine Schliessungserregung zu betrachten sei. Erst bei weiter wachsendem Strom summirt sich dann mit dieser die Erregung durch Verschwinden des Anelektrotonus.

Die Erscheinung des Sinkens und Wiedersteigens der Zuckung mit wachsender Stromintensität bei aufsteigenden Strömen (Fig. 73 S. 458) muss, wie es scheint, aus den über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Elektrotonus ermittelten Thatsachen abgeleitet werden. Bei einer gewissen Stärke der Ströme, die der dritten Stufe des Zuckungsgesetzes (S. 454) entspricht, wird die Fortpflanzung der Schliessungserregung nach dem Muskel verhindert, es pflanzt also nur noch die Oeffnungserregung sich fort: man erhält einfache Oeffnungszuckungen, die natürlich schwächer sind als summirte Zuckungen, und die erst allmälig, bei weiter wachsender Stromstärke zunehmen. In den Fällen, in welchen die Erregung an der Knickungsstelle auf null sinkt, muss dann wohl vorausgesetzt werden, dass die vor ihr gelegenen Zuckungen nur Schliessungserregungen sind, und dass die Oeffnungszuckungen erst hinter jener Stelle beginnen.

Fick und Meyer haben die hier erwähnte Knickungsstelle neuerdings auch bei Schliessungsinductionsströmen gefunden, was jedoch Lamansky, der eine Täuschung durch unipolare Wirkungen vermuthet, nicht bestätigen konnte. Weiterhin hat Lamansky die Zeit der latenten Reizung bei kurz dauernden Kettenströmen von einer gewissen Intensität grösser gefunden als bei der Schliessung dauernder constanter Ströme, selbst dann, wenn die Zuckung durch den kurz dauernden Kettenstrom in Folge der Summirung von Schliessungs- und Oeffnungserregung grösser ausfiel als bei der Schliessung des constanten Stroms. Diese Erscheinung scheint anzudeuten, dass beim Oeffnen des Stroms auf kurze Zeit neue Widerstände der Fortpflanzung entstehen, die unter Umständen grösser sein können als die Widerstände während der Dauer des Stroms. Offenbar hängt diese Beobachtung mit der ausserordentlichen Verlängerung der latenten Reizung bei der Oeffnung länger dauernder Kettenströme (s. oben) zusammen und ist gleich dieser aus der mit der Dauer des Stroms wachsenden Zeitdauer der zurück-

bleibenden negativen Modification im ersten Stadium des verschwindenden Katelektrotonus abzuleiten Es wäre aber, da diese negative Modification bei Strömen von einer gewissen Stärke verschwindet, zu erwarten, dass auch von einer gewissen Stromstärke an die Zeitdauer der latenten Reizung wieder kürzer werde. Diese Frage lässt sich aus den Versuchen Lamansky's nicht beantworten *).

§. 167. Veränderungen der Erregbarkeit durch mechanische, thermische und chemische Einwirkungen.

1) Die mechanischen Reize gleichen in ihren Nachwirkungen den instantanen elektrischen Strömen. Lässt man sehr rasch die mechanischen Reize auf einander folgen, so trifft jeder folgende eine von dem vorangegangenen herrührende negative Modification an, der Nerv zeigt das Schauspiel der so genannten Ermüdung. Bei etwas längeren Erregungspausen von geeigneter Dauer lässt sich ebenso eine, auch hier offenbar der negativen nachfolgende, positve Modification der gereizten Stelle nachweisen. Doch schwindet hier in der Regel sehr bald die Zuckungshöhe in Folge der mechanischen Zerstörung der gereizten Stelle.

2) Erniedrigung der Temperatur lässt die Erregbarkeit sinken, nur wenn die Kälte sehr rasch eintritt, geht diesem Sinken ein kurzes Stadium positiver Modification oder selbst Erregung voraus. Mit der Verminderung der Zuckungsgrösse wird bei der Erkältung des Nerven auch die Fortpflanzungsgeschwindigkeit vermindert. Erhöhung der Temperatur bewirkt bis zu etwa 40^0 zuerst Zunahme, dann, um so früher je rascher und beträchtlicher die Erwärmung ist, Wiedersinken der Reizbarkeit; bei 65^0 wird diese fast augenblicklich vernichtet (Harless, Afanasieff) **).

3) Unter den chemischen Agentien veranlassen die meisten, die als Reizmittel auf den Nerven oder Muskel wirken, nach kürzerer oder längerer Zeit ein Erlöschen der Erregbarkeit, so die Alkalien, Säuren, die concentrirteren Lösungen der neutralen Alkalisalze; schwächere Lösungen der letzteren, die der Concentration des Blutserums nahe stehen, haben entweder keinen merklichen Einfluss oder sie erhöhen, wahrscheinlich in Folge der Wasserentziehung, vorübergehend die Erregbarkeit, so z. B. eine Kochsalzlösung von mässiger Concentration (Szubotin). Manche Stoffe, die gewöhnlich nicht als Reize wirken, wie das reine Wasser und einige schwere Metallsalze, machen trotzdem bald die Erregbarkeit sinken. Vorübergehend erhöht wird die letztere

*) Pflüger, Physiologie des Elektrotonus. Meyer, Dissert. Zürich 1867. Lamansky, Studien des Bresl. physiol. Inst. 4.

**) Harless, Ztschr. f. rat. Med. Bd. 8 Afanasieff, Arch. f. Anat. u. Phys. 1865

durch das Vertrocknen des Nerven (Harless). In vielen Fällen ist bei den chemischen Einwirkungen der Schwund der Erregbarkeit bleibend, in andern, namentlich wenn die Nervensubstanz chemisch weniger alterirt wird, kann derselbe durch Einwirkungen entgegengesetzter Art wieder aufgehoben werden: so stellt sich z. B. die durch Wasserimbibition herabgesetzte Erregbarkeit bei der Verdunstung des Wassers oder bei der Einwirkung einer Salzlösung von mässiger Concentration wieder her.

Den chemischen Agentien können wir gewisse Gifte anreihen, die man wegen ihrer besondern Einwirkung auf die Erregbarkeit der Nerven als specifische Nervengifte zu bezeichnen pflegt. Die meisten dieser Gifte alteriren jedoch hauptsächlich die Centralapparate, indem sie die Reizempfänglichkeit derselben bald erhöhen bald erniedrigen, wie z. B. Strychnin, Opium, Blausäure, Chloroform u. s. w. Von der Wirkung derselben werden wir daher erst bei der Function der Centralorgane zu handeln haben. Hier bleiben uns nur solche Gifte zu betrachten übrig, welche auf die Erregbarkeit der Nervenfaser selbst verändernd einwirken. Zu ihnen gehört vor allen das Curare (amerikanisches Pfeilgift), welches, wie Bernard entdeckte, die Eigenschaft besitzt die Reizempfänglichkeit der Nervenfaser bedeutend zu schwächen und schliesslich ganz zu vernichten, während die Reizbarkeit der Muskelfaser nahezu ungeändert bleibt. Der Grund dieser Erscheinung scheint zunächst nicht in einer wirklichen Abtödtung der Nerven zu liegen, da die elektromotorischen Eigenschaften derselben nicht verloren gehen, dagegen wird die Leitungsfähigkeit der Nervenfasern zuerst vermindert und dann gänzlich aufgehoben, was sich an der dem Erlöschen der Erregbarkeit vorangehenden Verminderung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit kundgibt (v. Bezold); war die Vergiftung nicht zu intensiv, so stellt sich allmälig die Erregbarkeit wieder her. Aus dem Einfluss auf die Fortpflanzungsgeschwindigkeit erklärt sich die Verschiedenheit der Wirkung des Giftes gegenüber der Nerven- und Muskelfaser. Bei der Muskelfaser handelt es sich immer nur entweder um Fortpflanzungen des Reizes über sehr kleine Entfernungen oder um Contractionen der vom Reize selbst getroffenen Muskelstrecken. Die ersteren werden erst sehr spät, die letzteren niemals durch die Hemmung der Fortpflanzungsfähigkeit beeinträchtigt. Aehnlich dem Curare wirkt das Coniin auf die Nervenstämme: auch dieses Gift setzt vom Beginn seiner Wirkung an die Erregbarkeit herab. Entgegengesetzt verhält sich in dieser Beziehung noch v. Bezold das Veratrin: dasselbe erzeugt zuerst einen Zustand erhöhter Erregbarkeit ähnlich demjenigen, wie er öfter bei der Modification durch kurz dauernde Ströme eintritt, wobei ein momentaner Reiz einen länger dauernden Tetanus hervorruft. Später sinkt dann allmälig die Erregbarkeit bis zum Absterben *).

*) Bernard, leçons sur les effets des substances toxiques, Paris 1857. Köl-

4) Als ein besonderer Fall der Erregbarkeitsveränderungen durch chemische Einflüsse sind die Veränderungen der Erregbarkeit beim Absterben der Nerven zu betrachten. Dieselben schreiten nach einem von Ritter und Valli gefundenen Gesetze im Nerven, so lange er mit dem Centralórgan in Verbindung bleibt, von seiner Endigung im Centralorgan gegen seine Peripherie fort und bestehen im Allgemeinen in einer allmäligen Abnahme der Erregbarkeit. Wird ein Nerv durchschnitten, so beginnt das Absterben an dem durchschnittenen Querschnitt: es besteht aber dann die Veränderung zunächst in einer von dem Querschnitt ausgehenden Erhöhung der Erregbarkeit, die erst langsam der Verminderung derselben Platz macht. Während des Stadiums erhöhter Erregbarkeit nimmt bei gleich bleibender Reizstärke die Zuckungshöhe, die Zuckungsdauer und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit zu, während des dann folgenden Stadiums abnehmender Erregbarkeit verzögert sich dagegen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit und wird neben der Zuckungshöhe auch die Zuckungsdauer verkürzt (Munk). Mit dem Sinken der Erregbarkeit nimmt ferner die Zeitdauer, die ein elektrischer Strom besitzen muss, um erregend zu wirken, beträchtlich zu, so dass während eines späteren Stadiums des Absterbens Inductionsschläge nicht mehr erregend wirken, während constante Ströme von geringerer Intensität noch Zuckung bewirken (Neumann). Dieselbe Erscheinung wird an gelähmten Muskeln (Baierlacher) und nach der Curarevergiftung beobachtet. Reizt man den absterbenden Nerven mit Stromstärken, welche das erste Stadium des Zuckungsgesetzes (S. 454) ergeben, so findet man, dass allmälig bei constant bleibender Stromstärke das zweite und endlich das dritte Stadium sich einstellt. Das Zuckungsgesetz beim Absterben des Nerven stimmt also mit dem Zuckungsgesetz bei wachsender Stromstärke überein. Diese Thatsache erklärt sich unmittelbar aus den eben erörterten Veränderungen der Erregbarkeit des absterbenden und durchschnittenen Nerven. War nämlich während des Zusammenhangs mit dem lebenden Organismus die Erregbarkeit durch die der Abscisse N N' parallele a b ausgedrückt (Fig. 81), wo N einen vom Muskel entfernteren N' einen ihm näheren Punkt des Nerven bedeutet, so wird sie nach Anlegung eines Querschnitts bei N durch die nach N' hin convex abfallende Linie c b dargestellt. In einem späteren Stadium sinkt die Erregbarkeit bei N und steigt dafür

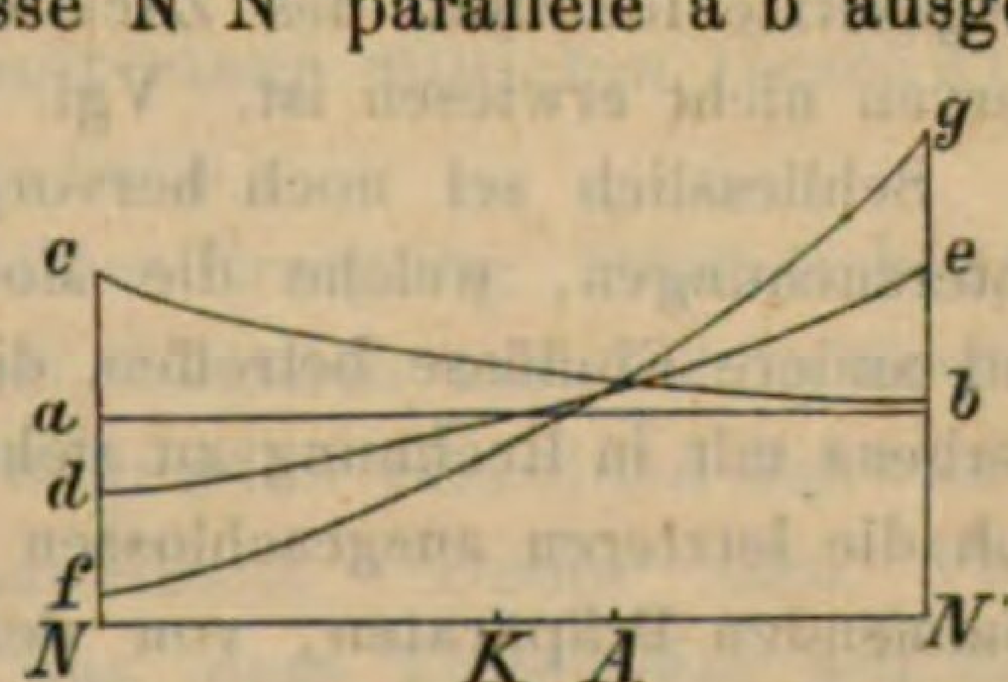


Fig. 81.

liker, Archiv f. path. Anatomie Bd. 10. v. Bezold, Archiv für Anatomie u. Physiologie, 1860, und Untersuchungen aus dem Würzburger physiol. Institut, 1867.

gegen N' hin (d e). In einem letzten Stadium endlich ist die Erregbarkeit bei N fast auf Null herabgesunken und hat dafür bei N' zugenommen (f g). Sind nun A und K die Elektroden eines constanten Stroms, so sieht man leicht, dass im 1. Stadium die Elektrode K stärker wirken muss als A, umgekehrt im 3. Stadium A stärker als K, während im 2. Stadium beide Wirkungen einander gleich sind. Da aber die Schliessungsreizung nach §. 166 nur an der Kathode und die Oeffnungsreizung nur an der Anode erfolgt, so heisst dies, wenn wieder A Anode und K Kathode bedeutet: bei aufsteigendem Strom erfolgt im 1. Stadium des Absterbens nur Schliessungszuckung, im 2. Schliessungs- und Oeffnungszuckung, im 3. nur Oeffnungszuckung. Umgekehrt verhält es sich bei absteigendem Strom. (v. Bezold und Rosenthal.)

Die Ursachen der Erregbarkeitsveränderungen beim Absterben der Nerven sind unbekannt. Ihr Zusammenhang mit andern Reizerscheinungen ist vielfach Gegenstand der Controverse gewesen. So führte Heidenhain das von Pflüger gefundene Anschwellen der Reizung bei der Fortpflanzung derselben (§. 165) auf die anfänglich höhere Erregbarkeit der Stellen nahe dem Nervenquerschnitt zurück. Hiergegen spricht aber, dass man die stärkere Zuckung von der centraleren Nervenstelle aus an vollkommen frischen, mit dem Rückenmark in Zusammenhang gebliebenen Nerven erhalten kann. Auch der Umstand, dass an solchen Nerven die Curve der Erregbarkeit in der Regel nicht continuirlich von oben an gegen den Muskel hin sinkt, sondern dass sich in der Mitte eine oder auch mehrere Knickungsstellen derselben vorfinden, spricht nicht gegen das Anschwellen der Reizung, da sehr wohl andere Einflüsse neben diesem hergehen können, welche jene Unregelmässigkeiten der Curve bedingen. Auf solche Einflüsse deutet namentlich die Thatsache, dass an den Nerven gewisse durch anatomische Eigenthümlichkeiten ausgezeichnete Punkte vorkommen, welche eine höhere Erregbarkeit als ihre Umgebung besitzen: ein solcher Punkt ist z. B. die Stelle am Ischiadicus des Frosches, wo im obern Drittel des Oberschenkels ein Zweig von demselben abgeht (Budge, Heidenhain). Nach Munk soll das Zuckungsmaximum am frischen Ischiadicus auf allen Punkten seiner Länge gleich sein, dann aber allmälig im Sinne der oben erwähnten Erregbarkeitsveränderungen verschieden werden. Auch hieraus lässt sich aber keine bestimmte Folgerung ziehen, da die vorausgesetzte Identität des Zuckungsmaximums mit dem Erregungsmaximum des Nerven nicht erwiesen ist. Vgl. §. 163 Anm.

Schliesslich sei noch hervorgehoben, dass man selbstverständlich bei allen Untersuchungen, welche die Modification der Nerven durch elektrische Ströme und andere Einflüsse betreffen, die Erregbarkeitsveränderungen in Folge des Absterbens mit in Rechnung zu ziehen hat. Es geschieht dies, wo nicht an und für sich die letzteren ausgeschlossen sind, durch Parallelbeobachtungen an übereinstimmenden Präparaten, von denen das eine den sonstigen modificirenden Einflüssen, das andere dem blossen Einfluss des Absterbens ausgesetzt ist *).

*) von Bezold und Rosenthal, Archiv für Anatomie und Physiologie, 1859. Munk, ebend. 1860 und 1862. Wundt, ebend. 1862. Heidenhain u. Pflüger, allg. med. Centralztg. 1859. Budge, Archiv f. path. Anat. Bd. 18 u. 28.

B. Innere Vorgänge der Nerven- und Muskelthätigkeit.

§. 168. Elektrische Vorgänge.

Jede Thätigkeit der Nerven oder Muskeln ist mit einer Abnahme der nach aussen wirksamen elektromotorischen Kräfte verbunden. Man bezeichnet diese Erscheinung als negative Schwankung des Nerven- und Muskelstroms.

Die negative Schwankung ist ein von dem elektrotonischen Zustand verschiedener Vorgang. Sie tritt bei allen möglichen, mechanischen, chemischen, thermischen, Reizen ein, während der elektrotonische Zustand nur bei elektrischen Reizen vorkommt. Bei der Reizung des Nerven mit rasch auf einander folgenden elektrischen Schlägen ist daher auch die negative Schwankung neben dem Elektrotonus zu beobachten, und der Erfolg am Galvanometer ist von der Richtung der einzelnen Stromstösse abhängig, indem, wenn diese so gerichtet sind, dass sie positive Phase erzeugen, entweder nur eine schwache Abnahme oder sogar noch eine kleine Zunahme des Nervenstroms eintritt, während durch die negative Phase die negative Schwankung erheblich verstärkt wird. Ziemlich frei von diesen Einflüssen des Elektrotonus erhält man die negative Schwankung nur dann, wenn man den Nerven mit abwechselnd gerichteten Stromstössen tetanisirt, so dass sich die beiden Phasen des Elektrotonus nahezu compensiren. An dem durch Reizung seines Nerven in Tetanus versetzten Muskel fällt diese Vermengung mit dem Elektrotonus natürlich vollständig weg, da der Elektrotonus sich nicht vom Nerven auf den Muskel fortpflanzt.

Die negative Schwankung beginnt in verschwindend kurzer Zeit nach der Reizung (v. Bezold). Sie pflanzt sich in dem Nerven mit derselben Geschwindigkeit (von etwa 28 Met.) fort wie die Erregung, und sie zeigt sich gleich dieser beim Elektrotonus im Bereich der Kathode verstärkt, im Bereich der Anode geschwächt; im Muskel bewegt sich die negative Schwankung weit langsamer, mit einer mittleren Geschwindigkeit von nur 3 Met. in der Sec. (Bernstein).

Die negative Schwankung bei tetanischer Erregung setzt sich aus einer sehr grossen Zahl von Einzelwirkungen, nämlich aus den während der Dauer des Tetanus rasch auf einander folgenden einzelnen Schwankungen der elektromotorischen Kraft, zusammen. Ueber den Verlauf dieser Einzelschwankungen lässt sich aus dem Totaleffect auf das Galvanometer noch nicht schliessen. Deuten wir z. B. die Abnahme des Stroms durch eine unter die Abscisse A B (Fig. 82) herabsteigende Curve, die Zunahme desselben durch eine über die Abscisse ansteigende Curve an, so kann eine Abnahme der Gesammtwirkung ebensowohl durch die in 1 wie durch die in 2 dargestellte Anordnung der Ein-

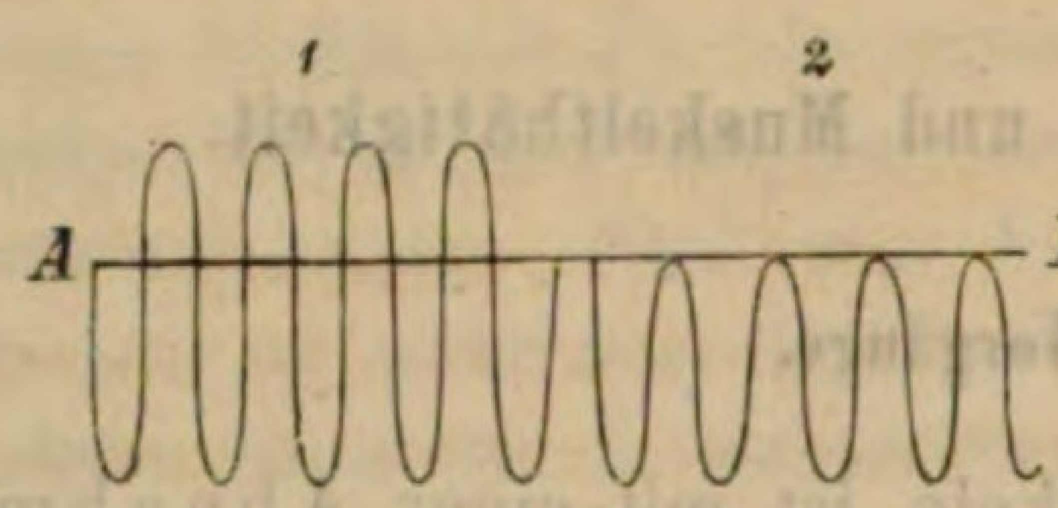


Fig. 82.

zelwirkungen geschehen, obgleich diese dort periodisch über die Abscisse sich erheben, während sie hier immer unter derselben bleiben. Ferner kann der Strom während der Einzelschwankung auf kurze Zeit sein Zeichen umkehren, ohne dass die Ablenkung am Galvanometer dies kund gibt. Es ist daher erforderlich die einzelne Schwankung in kleinere Zeittheilchen zu zerlegen und die in jedem dieser Zeittheilchen vorhandene Richtung und Grösse des Stroms gesondert zu ermitteln. Bernstein hat diese Analyse ausgeführt und gefunden, dass, wenn die Grösse des ruhenden Nervenstroms in einer abgeleiteten Stelle durch eine auf der Abscisse der Zeiten T T' (Fig. 83) errichtete Ordinate h dargestellt wird, nach einer im Zeit-

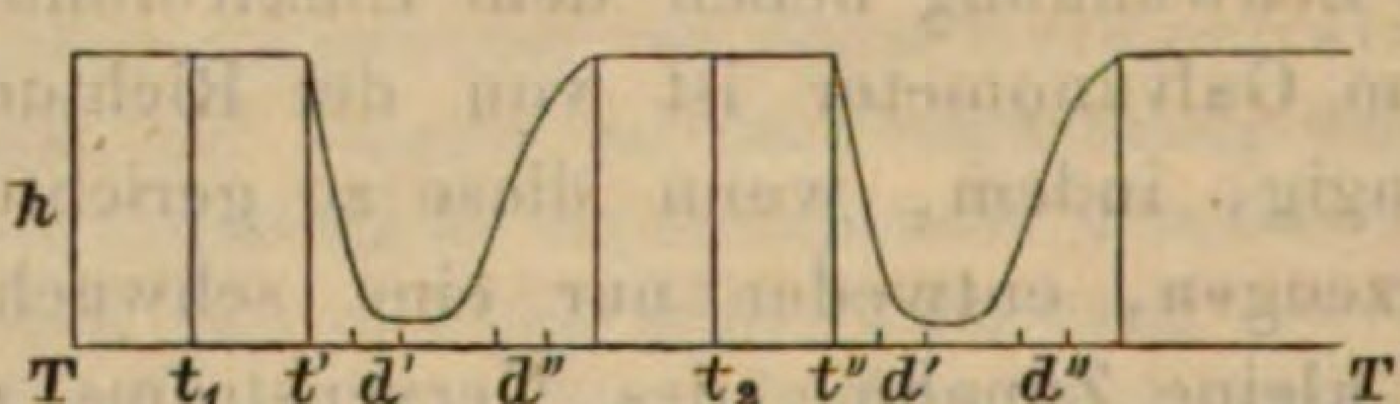


Fig. 83.

punkt t_1 vollführten instantanen Reizung eine kurze Zeit t_1t' verfliesst, während deren der Strom in der abgeleiteten Stelle auf der Höhe h verbleibt. Die Grösse t_1t' ist von der Entfernung der abgeleiteten von der gereizten Stelle abhängig: sie entspricht dem oben erwähnten Werth der Fortpflanzungsgeschwindigkeit. Im Zeitpunkt t' beginnt dann der Nervenstrom abzunehmen, sinkt bei schwachen Erregungen bis in die Nähe der Abscissenlinie, bei starken Erregungen sogar bis unter dieselbe, indem er sein Zeichen umkehrt, um dann etwas langsamer wieder auf die Höhe h anzuwachsen. Folgt der Reizung bei t_1 ein zweiter dem ersten gleicher instantaner Reiz in einem Zeitpunkt t_2, so tritt nach einer Dauer $t_2t'' = t_1t'$ wieder eine ähnliche Schwankungscurve auf, u. s. f. Ebenso verhält sich der Verlauf der negativen Schwankung des Muskels, wenn in einiger Entfernung von der gereizten Stelle der Muskelstrom abgeleitet wird, nur sind hier die Zeiten t_1t', t_2t'' grösser, entsprechend dem grösseren Werth der Fortpflanzungsgeschwindigkeit; der Verlauf der Einzelschwankung ist beendet, bevor noch die Contraction bis zu der abgeleiteten Stelle vorgeschritten ist. Die negative Schwankung verläuft hiernach im Nerven und im Muskel in der Form einer Welle. Die Zeit, welche jeder Punkt des Nerven vom Beginn der negativen Schwankung bis zur Wiederherstellung des ruhenden Nervenstroms braucht (die Schwingungsdauer) ist nach Bernstein 0,00055 Sec., beim Muskel ist die Zeit grösser, sie beträgt etwa 0,0033 Sec. Aus dieser Zahl und aus den Werthen für die Fortpflanzungsgeschwindigkeit

ergibt sich, dass die Länge der Reizwelle im Nerven ungefähr 15 Mm., im Muskel 10 Mm. beträgt.

Die negative Schwankung des Nerven- und Muskelstroms ist von du Bois als die dem thätigen Zustand dieser Gewebe eigenthümliche Veränderung ihrer elektrischen Eigenschaften nachgewiesen worden. Du Bois zeigte, dass dieselbe bei jeder Art von Reizung eintritt, und dass ihr Erscheinen nur bei elektrischer Reizung des Nerven durch die Phasen des Elektrotonus getrübt wird Von besonderem Interesse ist der Nachweis, dass auch bei reflectorischer oder willkürlicher Innervation die negative Schwankung zu beobachten ist. Um die negative Schwankung bei reflectorischem Tetanus zu zeigen, vergiftete du Bois einen Frosch mit Strychnin, das, wie wir später (Physiol. der Centralorgane) sehen werden, die Reflexerregbarkeit des Rückenmarks beträchtlich steigert; er präparirte dann den Ischiadicus frei und brachte Längs- und Querschnitt desselben auf die Bäusche der stromprüfenden Vorrichtung; im Moment, wo der Frosch in Tetanus gerieth, kehrte die Nadel des Galvanometers gegen den Nullpunkt zurück. Die negative Schwankung bei willkürlicher Innervation wies du Bois an den Muskeln des lebenden Menschen nach. Er brachte in die beiden Zuleitungsgefässe des Galvanometers symmetrische Theile (z. B. die beiden Hände) und liess, nachdem die erste durch die Hautströme erzeugte Wirkung vorübergegangen war, auf der einen Seite die Muskeln in Contraction versetzen: es trat nun regelmässig ein Strom von der nicht erregten zur erregten Seite ein, d. h. die nach aussen wirkende elektromotorische Kraft der letzteren hatte abgenommen *).

Die negative Schwankung des Muskelstroms lässt ausser mit dem Galvanometer auch mit dem stromprüfenden Froschschenkel sich nachweisen. Jede instantane Erregung des Muskels von seinem Nerven aus bewirkt an einem stromprüfenden Froschschenkel, dessen Nerv in wirksamer Anordnung (Längs- und Querschnitt berührend) über den zuckenden Muskel ausgebreitet ist, eine secundäre Zuckung. Ein durch schnell auf einander folgende Reize hervorgerufener Tetanus ruft einen secundären Tetanus hervor. Hieraus ergibt sich schon, dass der elektrische Vorgang in dem tetanisch gereizten Muskel kein continuirlicher ist, sondern aus einer Menge einzelner Stromschwankungen besteht. Am Galvanometer erzeugt der Tetanus sowohl des Muskels wie des Nerven trotzdem eine dauernde Abnahme der Ablenkung, weil der Magnet wegen seiner Trägheit den einzelnen Stromesschwankungen nicht zu folgen vermag und daher nur ihre resultirende Wirkung anzeigt. Für den Nerven ist daher auch die Discontinuität der Schwankung ursprünglich nur aus der Analogie mit dem Muskel erschlossen worden Denn es ist zwar möglich durch Berührung von Längs- und Querschnitt des Nerven mit dem stromprüfenden Froschschenkel bei eintretender elektrischer Nervenreizung secundäre Zuckung und secundären Tetanus hervorzurufen, aber diese rühren nachweisbar vom elektrotonischen Zustand und nicht von der negativen Schwankung her, denn sie treten auch ein, wenn man den stromprüfenden Nerven unwirksam (auf symmetrische Punkte zum Aequator) auflegt, und ihre Stärke ist, wie die des elektrotonischen Zuwachses, abhängig von der Entfernung der abgeleiteten von der gereizten Stelle. Durch mechanische, chemische und thermische Reize aber hat noch keine secundäre Zuckung vom Nerven aus erhalten werden können. Es scheint hiernach, dass überhaupt die

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thierische Elektricität, Bd. 2.

negative Schwankung des Nervenstroms zu schwach ist, um eine secundäre Erregung zu bewirken, jedenfalls wird sie durch die Wirkung des elektrotonischen Zuwachses bedeutend übertroffen Erst die Untersuchungen über den Verlauf der negativen Schwankung haben dann auch für den Nerven den directen Beweis der Discontinuität dieses Vorgangs bei tetanischer Erregung geliefert.

Für den Muskel hat du Bois den Beweis geliefert, dass die negative Schwankung desselben nicht von der Gestaltänderung bei der Zusammenziehung herrührt. Er spannte den Muskel so aus, dass er an jeder Gestaltänderung verhindert war, und beobachtete bei Reizung des Nerven trotzdem die negative Schwankung. Meissner suchte den Erfolg der Gestaltänderungen zu eliminiren, indem er die Wirkung der Dehnung und der Zusammendrückung für sich untersuchte: er fand bei jener in der Regel positive, bei dieser negative Schwankung; du Bois hat jedoch mit Recht darauf hingewiesen, dass man eine Zusammendrückung der Muskelsubstanz, wie sie der Muskel bei seiner Contraction ausübt, nicht künstlich hervorzurufen vermag, dass aber bei Versuchen dieser Art am Gastrocnemius Faltungen der Achillessehne entstehen, welche die elektromotorische Kraft zwischen Längsschnitt und Sehne herabsetzen. Bei der Dehnung fand dagegen du Bois die positive Schwankung meistens bestätigt; ihre Ursachen sind noch unbekannt *).

Den Beginn der negativen Schwankung des Muskelstroms suchte Helmholtz auf folgende Weise zu ermitteln. Er legte den Nerven eines Muskels B über Längs- und Querschnitt eines andern Muskels A, dessen Nerv durch einen Oeffnungsinductionsschlag gereizt wurde. Die so entstehende secundäre Zuckung des Muskels B liess er am Myographion aufzeichnen und mass nach der früher angeführten Methode die Zeit, die vom Moment der Reizung bis zum Beginn der Zuckung verfloss. Diese Zeit war zusammengesetzt 1) aus der Dauer der Fortpflanzung des Reizes in den Nerven der zwei Muskeln A und B, 2) aus der Dauer der latenten Reizung im Muskel B und 3) aus der vom Reiz bis zum Beginn der Schwankung des Muskelstroms verfliessenden Zeit des Muskels A. Da die Zeiträume 1 und 2 aus andern Versuchen bekannt waren, so ergab sich damit auch der gesuchte Zeitraum 3. Helmholtz fand denselben ungefähr gleich $^1/_{200}$ Sec. von Bezold wies jedoch nach, dass im Nerven selbst vom Stattfinden des Reizes bis zum Beginn der Erregung eine Vorbereitungszeit von etwa $^1/_{200}$ Sec. verfliesst (s. §. 165), und er schloss hieraus, dass der Beginn der negativen Schwankung des Muskelstroms mit dem Moment wo der Reiz im Muskel anlangt, zusammenfällt, dass also eine besondere Dauer der Uebertragung der Erregung vom Nerven auf den Muskel neben der Fortpflanzungsgeschwindigkeit nicht anzunehmen ist **).

Den Verlauf der negativen Schwankung bestimmte Bernstein, indem er den Nerven oder Muskel an einem Ende durch Inductionsschläge reizte, am andern Ende Längs- und Querschnitt durch unpolarisirbare Elektroden mit dem Galvanometer in Verbindung setzte. In der Leitung des Galvanometers befand sich eine constante Kette von einer derjenigen des abgeleiteten Stroms entgegen-

*) Meissner, Ztschr. f. rat. Med. Bd. 12 u. 15. Du Bois-Reymond, Berliner Monatsber. 1867.

**) Helmholtz, Berliner Monatsber. 1854. von Bezold, Untersuchungen über die elektrische Reizung der Nerven und Muskeln, Leipzig 1861.

gesetzten Richtung, die so abgestuft wurde, dass beide, Nerven- oder Muskelstrom und Kettenstrom, sich compensirten. Weiterhin war eine Vorrichtung hergestellt, durch welche der Galvanometerkreis eine kurze, aber veränderliche und messbare Zeit nach der Schliessung des erregenden Stromkreises, also in einem ersten Versuch während der sehr kurzen Zeittheilchen d', d', in einem zweiten während der Zeittheilchen d'', d'' u. s. w. (Fig. 83) geschlossen werden konnte. Auf diese Weise wurde 1) die Zeit $t_i t'$, die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung, und 2) die während eines jeden Zeittheilchen d', d'' vorhandene Höhe des Nerven- oder Muskelstroms ermittelt. Bezeichnen wir mit t die Zeit des Vorgangs für jeden Querschnitt, so kann diese Zeit als die Schwingungsdauer des einzelnen Nerven- oder Muskelmoleciils betrachtet werden. Es ist dann, wenn a die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bezeichnet, die Wellenlänge $l = a. t$. Hieraus berechnen sich die oben angegebenen Werthe. Da die Fortpflanzungsgeschwindigkeit einer Welle mit der Elasticität des Mediums zunimmt, die Schwingungsdauer aber der Quadratwurzel der Dichtigkeit proportional ist, so haben wir demnach den Nerven als das elastischere, den Muskel aber als das dichtere Medium zu betrachten. (Vgl. med. Physik Abschn. I Cap. 4.) Die Geschwindigkeit der Contractionswelle im Muskel ist, wie wir in §. 165 gefunden haben, = 1 Meter. Nun ist aber nicht anzunehmen, dass die Reizwelle rascher verläuft als die Contractionswelle, da ja nach den Beobachtungen Bernstein's die negative Schwankung schon abgelaufen ist, bevor die Contraction anfängt. Es ist also wahrscheinlich, dass die Zahl Aeby's von 1 M. und die Zahl Bernstein's von 3 M. nur durch die bei den Versuchen unvermeidlichen Fehler verschieden ausgefallen sind

Meissner und Cohn sowie Holmgren haben am Muskel bei der Reizung seines Nerven Erscheinungen beobachtet, die mit den von Bernstein ermittelten Thatsachen in Widerspruch stehen. Meissner und Cohn fanden nämlich, dass ein instantaner, eine einzelne Zuckung hervorrufender Reiz häufig statt der negativen eine positive Ablenkung des astatischen Magneten durch den Muskelstrom erzeugt Holmgren fand dann, indem er in verschiedenen Stadien der Contraction die Leitung des Muskelstroms durch das Galvanometer unterbrechen liess, dass der negativen Schwankung der in Fig. 82, 1 dargestellte Verlauf zukomme, wornach während des Stadiums der latenten Reizung negative Schwankung, dann während der Contraction positive und bei der Wiederausdehnung nochmals negative Schwankung entstehe. Nach Bernstein ist dagegen der ganze Vorgang beendet, bevor noch die Contraction beginnt. Es muss der nähern Untersuchung vorbehalten bleiben zu entscheiden, inwieweit dieser Widerspruch durch die verschiedene Versuchsmethode bedingt ist. Vorerst wollen wir darauf aufmerksam machen, dass Bernstein sich des einfachen, nicht astatischen Magneten zu seinen Versuchen bedient zu haben scheint, dass er aber die in gleichen Zeitperioden d', d' stattfindenden Wirkungen summirte, während Meissner und Cohn sowie Holmgren nur die Wirkung einer einzelnen Reizung und ihrer Perioden untersuchten, dabei aber ein sehr empfindliches astatisches Magnetpaar anwandten *)

*) Meissner u. Cohn, Ztschr. f. rat. Med. Bd. 15. Holmgren, med. Centralbl. 1864. Bernstein, Berliner Monatsber. 1867.

§. 169. Thermische Veränderungen der thätigen Muskeln.

Jeder Muskel entwickelt während seiner Thätigkeit Wärme. Nach einem 10 Min. andauernden Tetanus durch intermittirende Nervenreizung zeigt der Wadenmuskel des Frosches eine Temperaturerhöhung von 0,073—0,119° C. (Thiry und Meyerstein); im Säugethiermuskel wird unter gleichen Umständen die Wärme um mehrere Grade (bis zu 5° und darüber) der hunderttheiligen Scale gesteigert (Billroth und Fick). Sogar ein instantaner Reiz auf den Nerven des mit einer Thermosäule in Berührung gebrachten Froschmuskels bewirkt an einem empfindlichen Thermomultiplicator einen positiven, eine vorübergehende Wärmeerhöhung andeutenden Ausschlag (Heidenhain). Die Wärmeentwicklung des thätigen Muskels ist abhängig: 1) von seiner Spannung. Mit der Zunahme der Spannung wächst die Wärmeentwicklung. Ein Muskel, der so stark gespannt wird, dass er sich nicht mehr contrahiren kann, entwickelt daher, wenn die Reizbarkeit und die Stärke des Reizes constant bleiben, das Maximum der Wärme (Béclard, Heidenhain). 2) Von der Arbeit. Ein Muskel, der ein Gewicht hebt, überträgt keine Arbeit dauernd nach aussen, da die Arbeit, welche er bei der Zusammenziehung leistet, nachher, bei der Ausdehnung, wieder an ihm durch das dehnende Gewicht geleistet wird; hierbei geht sie aber durch den Widerstand, welchen der Muskel dem dehnenden Gewicht leistet, sämmtlich in Wärme über. Man erhielt also im Verlauf einer Zuckung alle lebendige Kraft, die im Muskel frei wird, in Gestalt von Wärme. Diese Gesammtwärme nimmt zu mit wachsender Arbeit. Zieht man aber von derselben diejenige Wärmemenge ab, welche der bei der Contraction geleisteten Arbeit äquivalent ist, so bildet die übrig bleibende Wärme einen um so kleineren Bruchtheil der ganzen Summe lebendiger Kräfte, je grösser die geleistete Arbeit ist. Hieraus folgt, dass die gleichzeitig mit der Arbeitsleistung entwickelte Wärme relativ abnimmt, wenn die Arbeit zunimmt. 3) Von der Ermüdung. Je mehr durch vorangegangene Reize oder in Folge des Absterbens die Arbeit des Muskels bei gleich bleibendem Reize abnimmt, um so mehr fällt auch die Wärmeentwicklung. Doch sinken beide nicht gleichmässig, sondern die Wärme nimmt rascher ab als die Arbeit, so dass der Muskel keine mit den seitherigen Hülfsmitteln nachweisbare Wärmeentwicklung mehr zeigt, wenn er noch eine merkliche Arbeit zu leisten vermag.

Becquerel und Breschet, später Béclard haben das Steigen der Temperatur während der Thätigkeit durch thermoelektrische Messung beim Menschen beobachtet. Durch exactere Versuche stellte Helmholtz dieselbe Thatsache am ausgeschnittenen Froschschenkel fest. Zugleich prüfte er den Nerven auf eine etwaige Wärmeentwicklung während des thätigen Zustandes, vermochte aber eine solche nicht nachzuweisen. Thiry und Meyerstein fanden im Anfang der

Muskelcontraction, der Wärmezunahme voraufgehend, eine negative Wärmeschwankung, ebenso Heidenhain in seinen früheren Versuchen. Bei der später von Letzterem eingeschlagenen Methode, bei welcher die Thermosäule aussen an den Muskel angedrückt wurde, doch mit ihm beweglich blieb, war eine solche nicht zu beobachten. Es bleibt daher jene negative Schwankung im Anfang der Contraction vorerst noch fraglich. Uebrigens sind die bisher eingeschlagenen Methoden überhaupt nicht zur Ermittelung des Verlaufs der Wärmeschwankung geeignet: zu diesem Zweck müsste die Einwirkung des Muskels auf den wärmemessenden Apparat, ebenso wie es in Bezug auf den Verlauf der negativen Schwankung versucht worden ist, während der einzelnen Perioden der Schwankung geprüft werden. Dass die Zunahme der Wärmeentwicklung mit der Spannung wirklich auf der Zunahme frei werdender lebendiger Kräfte beruht, geht auch aus den intensiveren chemischen Zersetzungen in dem an der Verkürzung verhinderten Muskel hervor (vgl. §. 171). Ebenso scheint damit zusammenzuhängen, dass sogar der ruhende Muskel bei seiner Dehnung eine positive Wärmeschwankung zeigt. Heidenhain selbst hat aus seinen Versuchen nur gefolgert, dass die Summe der durch einen Reiz ausgelösten lebendigen Kräfte eine Function der Spannung sei, über die Beziehung der Arbeit zur Wärmebildung kam er zu keinen sicheren Schlüssen. Nun muss aber aus den früher erörterten Beziehungen zwischen Wärme und Arbeit gefolgert werden, dass unter sonst gleichen Bedingungen die Wärmeentwicklung mit steigender Muskelarbeit abnimmt (§. 52 u. 153). In der That ergibt sich dies auch aus den Versuchen Heidenhain's, wenn man, worauf schon Dufour aufmerksam gemacht hat, in Rücksicht zieht, dass bei diesen Versuchen die Gesammtsumme lebendiger Kräfte in der Gestalt von Wärme bestimmt worden ist. Während die Arbeit bewirkt, dass von einer gegebenen Summe lebendiger Kräfte weniger als zuvor in Wärme übergeht, wirken Spannung und Ermüdung auf die Grösse der Gesammtsumme lebendiger Kraft: die Spannung erhöht sie, die Ermüdung vermindert sie. Um die nähere Beziehung festzustellen, in welche hierdurch namentlich die Spannung zur Arbeitsleistung tritt, wären aber noch genauere Untersuchungen erforderlich über die Grösse der Wärmeentwicklung (diese als Gesammtsumme der lebendigen Kraft betrachtet) 1) bei constant bleibender Spannung und variabler Arbeit und 2) bei variabler Spannung und constant bleibender Arbeit *).

Beim Menschen wurde eine Temperatursteigerung im Tetanus, die ihr Maximum sogar erst nach eingetretenem Tode erreichte, von Wunderlich beobachtet. Leyden hat dieselbe bei Thieren durch tetanische Reizung hervorgerufen; Billroth und Fick erwiesen dann direct durch Vergleichung der Wärmesteigerung im Muskel mit derjenigen an andern Körperstellen, dass auch in diesen Fällen die Muskeln der Heerd der Wärmebildung sind **).

*) Helmholtz, Müller's Archiv 1848. Meyerstein und Thiry, Ztschr. f. rat. Med. Bd. 20. Heidenhain, mechanische Leistung, Wärmeentwicklung und Stoffumsatz, Leipzig 1864. Dufour, la constance de la force et les mouvements musculairs, Lausanne 1865.

**) Leyden, Arch. f. path. Anatomie Bd. 26. Billroth und Fick, schweizer. Vierteljahrsschr. 1863.

§. 170. Elasticitätsveränderungen der Muskeln bei ihrer Zusammenziehung.

Die Muskeln erfahren bei ihrem Uebertritt in den thätigen Zustand eine Verminderung ihrer Elasticität (Ed. Weber). Diese wächst mit der Grösse der Zusammenziehung, und sie bleibt aus, wenn der Muskel durch Ueberlastung sich zu contrahiren gehindert ist (Wundt). Die Elasticitätsabnahme des thätigen Muskels kommt also nicht dem thätigen Zustand als solchem zu, sondern sie ist eine die Verkürzung begleitende, mit ihr zu- und abnehmende Erscheinung.

Das Gesetz, nach welchem der Muskel durch äussere Kräfte seine Form ändert, scheint im verkürzten Zustand dasselbe zu sein wie beim ruhenden Muskel, auch hier wächst innerhalb engerer Grenzen die Dehnung der Belastung proportional, nimmt dann aber wahrscheinlich innerhalb weiterer Grenzen etwas langsamer zu.

Dass die Elasticität des thätigen Muskels abnimmt, hat zuerst Ed. Weber gefunden. Er schloss dies aus Versuchen, in welchen er den befestigten musc. hyoglossus des Frosches bei verschiedenen Belastungen sich tetanisch verkürzen liess und den Unterschied der Verkürzungsgrade mit dem beim ruhenden Muskel gefundenen Unterschied der durch die gleichen Gewichte erzeugten Dehnungen verglich. Es ergab sich so, dass z. B. der Unterschied der Erhebungshöhen bei 1 Gr. und 2 Gr. viel beträchtlicher war als der Unterschied der durch diese Gewichte hervorgerufenen Dehnungen am ruhenden Muskel. Weber hielt die Elasticitätsänderung für eine dem thätigen Zustand als solchem zukommende Erscheinung und glaubte daher, dass die elastische Kraft mit der Contractionskraft identisch sei. Volkmann erhob gegen die Weber'schen Versuche den Einwand, dass in denselben der Einfluss der Ermüdung nicht vollständig beseitigt werde. Weber hatte nämlich denselben dadurch zu elimiriren gesucht, dass er stets einen ersten und dritten Versuch bei gleicher Belastung mit einem zweiten verglich, bei welchem der Muskel ein anderes Gewicht trug. Volkmann stellte nun Versuche an, aus welchen hervorging, dass der Muskel schon während der Zusammenziehung ermüdet, und zwar um so mehr, ein je grösseres Gewicht er trägt. Liess er den Muskel das Gewicht nicht während der ganzen Verkürzung, sondern nur während des letzten Stadiums derselben tragen, so war die Verkürzung viel bedeutender (s. §. 172). Dabei wandte aber Volkmann nicht wie Weber tetanische Reizung sondern momentane Reizung durch einen einzigen Oeffnungsinductionsschlag an. Der Muskel wurde daher hier nicht wie dort in eine neue Gleichgewichtslage übergeführt, sondern es wurde ihm durch den momentanen Reiz eine plötzliche Wurfbewegung mitgetheilt. Weber hat darauf hingewiesen, dass dieses Moment auf das Resultat von wesentlichem Einflusse sein dürfte. Die Angaben Weber's über das Gesetz der Dehnungen des thätigen Muskels sind nicht vollkommen übereinstimmend. Er fand namentlich dieses Gesetz wechseln je nach dem Grad der Ermüdung, was höchst wahrscheinlich nur von der nicht vollständig gelungenen Elimination der Ermüdung herrührt *).

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung in Wagner's Handwörterb., Bd. 3, 1. Die Polemik zwischen Volkmann und Weber im Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1857—1860.

Ich habe nachgewiesen, dass die Elasticitätsverminderung des Muskels nicht dem thätigen Zustand an sich zukommt, sondern dass sie bloss die Verkürzung begleitet, indem ich den Muskel durch Ueberlastung an der Verkürzung verhinderte. Es hätte nun im Moment der Reizung eine der Elasticitätsabnahme entsprechende Verlängerung eintreten müssen, was niemals der Fall war. Das nämliche Ergebniss erhielt ich durch Schwingungsversuche. Wurde der Muskel in Torsionsschwingungen versetzt, so trat immer erst bei eintretender Verkürzung eine die Elasticitätsverminderung anzeigende Abnahme der Schwingungsdauer ein Zugleich ergab sich bei diesen Versuchen, dass die Elasticitätsverminderung mit dem Grad der Verkürzung zunahm. Um das Gesetz der Dehnungen während des thätigen Zustandes zu studiren, benützte ich den von Blut durchströmten Muskel des lebenden Frosches, bei welchem die Ermüdung sich weniger geltend macht, so dass während einer Versuchsreihe bei der Rückkehr zu den anfänglichen Belastungen leicht der Verkürzungsgrad ungeändert bleibt. Es ergab sich hierbei, dass das Elasticitätsgesetz des thätigen Muskels mit demjenigen des ruhenden übereinstimmt. Dies Resultat wurde neuerdings von Donders und Mansvelt durch Versuche an den Beugemuskeln des Vorderarms vom Menschen bestätigt. Die Vorstellung, die hieraus hinsichtlich des Zusammenhangs der Elasticitätsänderung mit der Contraction hervorgeht, ist eine der Weber'schen Hypothese gerade entgegengesetzte: wir müssen nothwendig annehmen, dass die elastischen Kräfte von den Contractionskräften verschieden sind. Die Abnahme der elastischen Kräfte bei der Contraction aber lässt sich auffassen als eine Folge der Zusammendrückung, die der Muskel bei der Verkürzung gegen sich selbst ausübt *).

§. 171. Chemismus der Muskelthätigkeit.

Die chemischen Processe, welche die Thätigkeit der Nerven- und Muskelelemente begleiten, sind bis jetzt nur an den Muskeln erforscht worden; über den Stoffwechsel der Nervensubstanz während ihrer Ruhe und Thätigkeit besitzen wir noch keine Aufschlüsse.

Die auffallendste Veränderung, welche die Muskeln in Folge ihrer Thätigkeit erfahren, besteht in dem Auftreten freier Säure, wahrscheinlich freier Milchsäure (du Bois-Reymond). Die Intensität der sauren Reaction nimmt mit der Anstrengung des Muskels zu, sie ist unter sonst gleichen Bedingungen am grössten, wenn man denselben durch starke Ueberlastung hindert sich zusammenzuziehen (Heidenhain). Ausserdem soll der Gehalt an Wasser, Fett, Zucker, Kreatin und an sonstigen in Alkohol löslichen Extractivstoffen zunehmen, während die Menge der stickstoffhaltigen Substanz sich etwas vermindere (Sarokin, J. Ranke). Auf das Wesen der Vorgänge, welche diesem Wechsel der festen und flüssigen Bestandtheile zu Grund liegen, wirft der Gaswechsel des Muskels einiges Licht. Der ausgeschnittene vom Blut befreite Muskel

*) Wundt, Lehre von der Muskelbewegung, Braunschweig 1858.

wirkt auf die umgebende Atmosphäre: er scheidet CO_2 aus und nimmt in sauerstoffhaltiger Luft O auf. Dieser Gaswechsel hängt aber nur zum Theil mit den Lebenseigenschaften des Muskels zusammen, denn derselbe dauert nach eingetretener Todtenstarre und Fäulniss fort; insbesondere wächst die Sauerstoffabsorption, wenn der Muskel der Luft eine grössere Oberfläche darbietet, oder wenn das Muskelinnere durch einen Querschnitt blossgelegt ist, oder wenn endlich der Muskel in dem Luftraum bewegt wird: ein Theil des Gaswechsels scheint daher durch eine Zersetzung bedingt zu sein, welche die Muskeloberfläche erfährt, und bei welcher O aufgenommen und CO_2 gebildet wird, ohne dass jedoch beide Gase in einem festen Mengeverhältniss zu einander stünden (L. Hermann). Schon am ausgeschnittenen Muskel erfährt aber namentlich die CO_2-Ausscheidung beim Uebertritt in den thätigen Zustand eine Steigerung, welche auf eine physiologische Quelle der CO_2-Bildung im Muskel hinweist, und dies bestätigt sich bei der Untersuchung der Blutveränderungen im Muskel des lebenden Thieres. Während das Venenblut des ruhenden Muskels im Mittel nur 6,71 proc. mehr CO_2 als das arterielle Blut enthält, beträgt der Mehrgehalt im Venenblut des thätigen Muskels 10,79 proc. Von dem O enthält umgekehrt das Venenblut des ruhenden Muskels 8,53, dasjenige des thätigen 12,8 proc. weniger als das Arterienblut (Ludwig und Sczelkow). Der thätige Muskel verbraucht also mehr O und bildet mehr CO_2 als der ruhende. Setzt man O-freiem Blut (Erstickungsblut), welches durch die Gefässe des Muskels geleitet wurde, nachher O zu, so verschwindet in dem Blute des tetanisirten Muskels mehr von diesem Gase als in dem Blute des ruhenden, der thätige Muskel erzeugt also eine grössere Menge leicht oxydirbarer Substanz, die in das Blut übertritt (A. Schmidt). Aber die Menge des verbrauchten O und der gebildeten CO_2 stehen auch hier in keinem festen Zusammenhang; hält man die obigen Zahlen zusammen mit den absoluten Gasmengen des Arterien- und Venenblutes (S. 262), so ergibt sich, dass die O-Aufnahme nicht in gleichem Maass wie die CO_2-Ausscheidung zunimmt: während die letztere um 82—180 proc. ihrer ursprünglichen Menge wächst, erhöht sich die erstere nur um 50 proc. Daraus folgt, dass bei der Bildung der CO_2 im Muskel ausser der Oxydation auch Spaltungen sauerstoffhaltiger Atomcomplexe mitwirken.

Da der ruhende Muskel gleich dem thätigen O absorbirt und CO_2 ausscheidet, so sind auch die diesem Gaswechsel zu Grunde liegenden chemischen Processe wahrscheinlich nur gesteigert während der Thätigkeit, nicht qualitativ verändert. Zum Theil wird jene Steigerung wohl bedingt durch die grössere Geschwindigkeit, mit welcher das Blut durch den zuckenden Muskel strömt, denn Ludwig und Schmidt sahen am ausgeschnittenen, reizbar gebliebenen Säugethiermuskel, durch welchen sie einen Strom erwärmten, defibrinirten Blutes leiteten, schon in der Ruhe den Gaswechsel beträchtlich zunehmen, wenn die Geschwindigkeit

des Blutstroms gesteigert wurde. Doch müssen unabhängig von diesem Moment Ursachen existiren, welche eine raschere Zersetzung durch den thätigen Muskel bedingen, da sich bei gleich bleibender Stromgeschwindigkeit im ruhenden Muskel der Gaswechsel viele Stunden lang nahehin constant erhält, während er im thätigen allmälig abnimmt.

In dem auf anhaltendere Thätigkeit folgenden Stadium der Ermüdung ist der Gaswechsel des Muskels noch gesteigert, aber in geringerem Grade als im thätigen Zustand. Zwischen der Ermüdung und den chemischen Veränderungen, welche der Muskel erfährt, besteht wahrscheinlich ein näherer Zusammenhang. In der That wirkt nach Ranke Injection einer Milchsäure oder saures phosphorsaures Kali enthaltenden Flüssigkeit in die Blutgefässe des Muskels ermüdend auf diesen. Die restaurirende Wirkung des Blutstroms beruht hiernach nicht bloss darauf, dass das Blut dem Muskel Stoffe, namentlich O, für seinen Verbrauch zuführt, sondern zunächst viel mehr auf der Entfernung jener ermüdenden Zersetzungsproducte. Von welchen chemischen Veränderungen die positive Modification, die Zunahme der Erregbarkeit, begleitet ist, wurde noch nicht ermittelt.

Die erste Angabe über chemische Veränderungen des thätigen Muskels rührt von Helmholtz her: er fand, dass tetanisirte Muskeln mehr Alkoholextract und weniger Wasserextract lieferten als ruhende. Die weiteren Untersuchungen über den Wechsel der festen und flüssigen Muskelstoffe knüpften sich dann an die Entdeckung du Bois-Reymond's, dass im lebenden Zustand der ruhende Muskel nicht, dagegen der thätige sauer reagirt. Nach Ranke hat jeder Muskel ein Maximum der Säurebildung, das bei der Todtenstarre erreicht wird, und das um so höher liegt, je leistungsfähiger der Muskel ist. Wir können mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Milchsäure aus dem Zucker und Inosit hervorgehe, welche letzteren selbst wieder als Spaltungsproducte eines zusammengesetzteren Atomcomplexes zu entstehen scheinen. Es kann nun die vermehrte Milchsäurebildung während der Thätigkeit entweder nur durch eine schnellere Einwirkung auf jene Muttersubstanzen oder gleichzeitig durch eine vermehrte Bildung derselben bewirkt sein. Auf das letztere weisen in der That die Beobachtungen Ranke's hin, deren Ausdehnung auf Säugethiermuskeln übrigens wünschenswerth wäre, da die Muskelsubstanz des Frosches namentlich in Bezug auf das Mengenverhältniss der festen und flüssigen Bestandtheile ausserordentlich grosse Schwankungen darbietet. Eine Veränderung seines Wassergehalts soll übrigens selbstverständlich der tetanisirte Muskel nur dann erfahren, wenn er mit dem circulirenden Blute in Wechselwirkung steht, und gleichzeitig soll dann dieses an festen Bestandtheilen zunehmen. Die Zunahme des Wassergehalts gab sich ausserdem in einer Verringerung des Quellungsvermögens der tetanisirten Muskeln kund. Nach Ranke enthält der geruhte Muskel durchschnittlich 81,17, der tetanisirte 81,15 proc. Wasser, jener enthält 0,58, dieser 0,93 proc. Zucker, der Gehalt des trockenen Muskels an N-haltiger Substanz ist gleich (= 14,4 proc.), woraus sich aber für den feuchten Muskel ein Minus von 0,3 – 0,4 proc. ergeben würde; die Gesammtmenge der Extractivstoffe nimmt durch den Tetanus ab. Das Kreatin und Kreatinin, namentlich letzteres, fand Sarokin im Tetanus vermehrt; Nawrocki, der nur Kreatin nachweisen konnte (s. §. 160), sah letzteres nur

unerheblich wachsen. Als Folge der chemischen Veränderungen des thätigen Muskels, namentlich wohl der erhöhten Säurebildung, beobachtet man nach Ranke ein verbessertes Leitungsvermögen der Muskelsubstanz für den galvanischen Strom; dieselbe Erscheinung findet sich bei der Todtenstarre *).

Ueber den Gaswechsel des Muskels hat zuerst G. Liebig Untersuchungen am ausgeschnittenen Froschmuskel ausgeführt. Die von ihm beobachtete O-Aufnahme und CO_2-Ausscheidung fanden Matteucci und Valentin während der Contraction vermehrt. L. Hermann suchte die Veränderungen, welche durch die Zersetzung des Muskels bedingt werden, von den an die Lebenseigenschaften desselben gebundenen Veränderungen zu trennen, er glaubte nach den Ergebnissen seiner Versuche die O-Athmung ganz in Frage stellen zu müssen, da ein mit destillirtem Wasser starr gemachter Muskel ebensoviel O verzehrte wie ein lebender, während die CO_2-Bildung allerdings zum Theil auf eine physiologische Quelle bezogen werden musste, da sie sich ebensowohl bei der Starre wie bei der Contraction vermehrt fand. Indessen hatten schon zuvor Ludwig und Sczelkow an den Blutveränderungen im lebenden Muskel einen dem respiratorischen entsprechenden Gasumtausch nachgewiesen. Diese Beobachter fanden beim Hunde durchschnittlich:

O			CO_2		
im Arterienblut	im Venenblut ruhender	im Venenblut zuckender Muskeln	im Arterienblut	im Venenblut ruhender	im Venenblut zuckender Muskeln
15,23	6,70	2,40	28,6	35,3	39,3

Neuerdings haben dann Ludwig und A. Schmidt den Gaswechsel auch an ausgeschnittenen Säugethiermuskeln, durch welche ein künstlicher Blutstrom geleitet wurde, verfolgt. Der Strom defibrinirten Blutes erhält hierbei die Muskeln viele Stunden lang reizbar. Wurde statt des O-haltigen Blutes Erstickungsblut oder solches Blut, das durch Eisenfeile seines O beraubt war, durch den Muskel geleitet, so verhielt sich dieser wie bei vollständiger Blutleere **).

Die Angabe Funke's, dass der tetanisirte Nerv ähnlich dem Muskel freie Säure enthalte, hat Liebreich, als er die Reaction des Nerven sorgfältig an mit Lakmustinktur imprägnirten Thontäfelchen prüfte, nicht bestätigen können ***).

C. Muskelarbeit. Theorie der Nerven- und Muskelkräfte.

§. 172. Arbeit der Muskeln.

Die Hauptfunction der Muskeln besteht in der Leistung mechanischer Arbeit. Jede mechanische Arbeit wird aber gemessen durch das Product

*) Helmholtz, Müller's Arch. 1845. Du Bois-Reymond, Berliner Monatsber. 1859. Sarokin, Arch. f. path. Anat. Bd. 28. Nawrocki, med. Centralbl. 1865. Ranke, Tetanus, Leipzig 1865.

**) G. Liebig, Müller's Archiv 1850. Sczelkow, Wiener Sitzungsber. Bd. 45. Hermann, Untersuchungen über den Stoffwechsel der Muskeln, Berlin 1867. A. Schmidt, Leipziger Sitzungsber. 1867. Ludwig und Schmidt, ebend. 1868.

***) Liebreich, Tagblatt der Frankf. Naturforscherversamml. 1867.

der geförderten Last in die Weglänge. Die Arbeit eines Muskels ist daher bestimmt durch die Kraft und die Grösse seiner Verkürzungen.

Die Kraft der Verkürzung wird bestimmt durch das Gewicht, welches der Muskel zu heben vermag, sie ist proportional seinem Querschnitt; die Hubhöhe wächst mit der Länge des Muskels. Bezeichnen wir mit Q das gehobene Gewicht und mit h die Hubhöhe, so ist demnach die Arbeitsleistung proportional dem Producte Q. h. Dieses Product wird null, sowohl wenn Q als wenn h eine Maximalgrenze erreicht, denn von einer bestimmten Grenze der Belastung an ist $h = 0$, und die grösste Hubhöhe lässt sich nur erreichen, wenn man $Q = 0$ macht, d. h. wenn man den Muskel ohne Belastung sich verkürzen lässt. Das Product Q. h. wird somit ein Maximum, wenn Q und h gleichzeitig einen mittleren Werth annehmen.

Von allen jenen Einflüssen, welche die Reizbarkeit des Nerven und Muskels verändern, ist auch die Arbeit des letzteren abhängig. Diese steigt bei der positiven, sie sinkt bei der negativen Modification des Nerven. Lässt man den Muskel Arbeit leisten, indem man dem Nerven in geeigneten Pausen instantane Erregungen zuführt, so nimmt daher die Arbeit anfänglich zu und erst späterhin sinkt sie. Diese Abnahme ist vor Allem durch die in §. 171 erörterten chemischen Veränderungen des Muskels, ausserdem aber ohne Zweifel durch die gleichzeitigen, noch unbekannten Veränderungen der Nervensubstanz bedingt. Dauernde Arbeit kann nur der mit dem lebenden Blut in Berührung bleibende Muskel leisten, welchem zwischen den einzelnen Erregungen hinreichend Zeit bleibt, seine zersetzten Bestandtheile, CO_2, Milchsäure u. s. w., an das Blut abzugeben und dafür neue Stoffe, namentlich O, aufzunehmen. Bei den meisten Formen von Arbeit folgen die Contractionen zu häufig auf einander, als dass eine vollständige Restauration zwischen den einzelnen möglich wäre, es müssen daher ausserdem Erholungspausen zwischen den grösseren Arbeitszeiten gelegen sein.

Da selbst der lebende Muskel sehr wechselnden Bedingungen unterworfen ist, so lassen sich absolute Angaben über die Arbeitsfähigkeit der Muskeln kaum machen. Die Muskelkraft, gemessen durch das Gewicht, welches ein Muskel eben noch heben kann, schätzte Ed. Weber nach Beobachtungen am Wadenmuskel des Menschen zu 1 Kilogr. auf 1 □ Cm. Querschnitt; Knorz und Henke fanden viel höhere Werthe, 5,9—8,9 Kilogr. auf 1 □ Cm. Ueber die Arbeitsgrösse des lebenden Muskels unter verschiedenen Bedingungen liegen nur wenige Untersuchungen an Froschmuskeln vor. Die Arbeit beschleunigt, unabhängig von der Erregung und Contraction, die Ermüdung des Muskels. Dieser ermüdet früher, wenn er arbeitet, als wenn er, sich ohne Belastung verkürzend oder in tetanische Zusammenziehung versetzt, keine Arbeit leistet (Kronecker). Ausserdem scheint die bei der Arbeit eintretende Ermüdung abzuhängen von der Grösse des Widerstandes, welcher bei der

Arbeit zu überwinden ist, und von der Dauer, während welcher der Widerstand auf den Muskel einwirkt. Die Ermüdung steigt daher mit der Belastung, auch wenn wegen der Grösse der letzteren das die Arbeitsgrösse messende Product Q. h wieder abzunehmen anfängt, und am bedeutendsten ist die Ermüdung dann, wenn der Muskel durch Ueberlastung gänzlich an der Zusammenziehung gehindert wird (Harless, Leber). Der arbeitende Muskel ermüdet ferner langsamer, wenn er das zu fördernde Gewicht erst während der Zusammenziehung aufnimmt, als wenn er vom Anfang der Zusammenziehung an mit demselben belastet ist (Volkmann). In höherer Temperatur sinkt die mechanische Leistungsfähigkeit des Muskels, sie kann aber, wenn die Temperatur eine gewisse Grenze, beim Froschmuskel etwa 40°, nicht übersteigt, durch Abkühlung wieder zu ihrer früheren Grösse erhoben werden (Schmulewitsch).

Als Maass der Muskelkraft kann man mit Ed. Weber dasjenige Gewicht benützen, welches der Muskel eben noch um ein Minimum zu erheben vermag, also jenen Grenzwerth, wo in dem Producte Q. h die Grösse h verschwindend klein wird; als Maass für die Hubhöhe dient dann umgekehrt die Hubhöhe bei der Belastung null. Zum Maass der Leistungsfähigkeit wird man endlich zweckmässig jenen Werth des Productes Q. h nehmen, wo dieses ein Maximum wird. Die Kraft des musc. hyoglossus vom Frosche ermittelte Weber zu 692,2 Grm. auf 1 □ Cm. Querschnitt; Valentin fand die Kraft verschiedener Froschmuskeln zwischen 747 und 1805 Grm. Die Hubhöhe beträgt nach Weber durchschnittlich 72 proc. der Muskellänge; doch wird diese Grösse nur bei tetanischen Zusammenziehungen durch Summirung mehrerer Reize erreicht. Das Weber'sche Maass für die Muskelkraft lässt sich übrigens (was W. selbst noch nicht beachtet hat) nur anwenden, wenn man den Muskel unterstützt, bevor er belastet wird. Geschieht dies nicht, dehnt man also den Muskel durch das Gewicht, bevor man die Erhebung des letzteren prüft, so mengen sich Erscheinungen bei, die von der Elasticität der Muskelsubstanz herrühren. Die elastische Kraft des Muskels wächst nämlich mit dem spannenden Gewichte, sie wirkt aber in derselben Richtung wie die Contractionskraft und addirt sich somit zu der letzteren. Indem nun ein Zuwachs des Gewichtes durch einen gleich grossen Zuwachs der in entgegengesetzter Richtung wirkenden elastischen Kraft compensirt wird, bleibt die Wirkung der Contractionskraft dieselbe. In der That hat L. Hermann gefunden, dass bei Belastungen zwischen 5 und 300 Grm. die minimale Verkürzung immer bei denselben Reizstärken eintritt.

Um die mechanische Leistung des Muskels unter verschiedenen Bedingungen zu untersuchen, genügt es nicht, denselben ein Gewicht dauernd auf eine gewisse Höhe heben zu lassen, denn hier leistet er, sobald er einmal das Gewicht erhoben hat, keine Arbeit mehr und bleibt doch durch die Fortdauer des tetanisirenden Reizes unter Bedingungen, welche seine Leistungsfähigkeit verändern. Ebenso unrichtig ist es aber, wenn man, wie dies in den meisten Untersuchungen geschehen ist, den Muskel öfter nach einander ein Gewicht heben lässt, das ihn nach jedem einzelnen Hub wieder ausdehnt. Denn hier leistet der Muskel gar keine Arbeit, sondern die Arbeit, die er bei der Zusammenziehung leistete, wird regelmässig bei der Ausdehnung wieder an ihm geleistet, indem sich eine der

Arbeit äquivalente Wärmemenge entwickelt (vgl. §. 169); man vermengt also hier den Einfluss der Ausdehnung durch das Gewicht und der Erwärmung des Muskels mit demjenigen der Gewichtserhebung. Vorwurfsfrei sind in dieser Beziehung die Versuche von Kronecker, welcher den Muskel während seiner Contraction eine Last (ein schweres Pendel) in Bewegung setzen liess, worauf er dann bei der Wiederausdehnung vollkommen entlastet wurde.

Das Product Q. h, das uns zum Maass der Leistungsgrösse oder Arbeitsfähigkeit des Muskels diente, kann selbstverständlich nicht benutzt werden, um die Arbeit selber zu messen Arbeit leistet der Muskel nur, indem er bei wiederholten Contractionen eine Last nach der andern fördert. Nennen wir die successiv gehobenen Gewichte q_1, q_2, q_3 q_n und die entsprechenden Hubhöhen h_1, h_2, h_3 h_n, so ist demnach die ganze geleistete Arbeit $= q_1h_1 + q_2h_2 + q_3h_3 + \ldots . q_nh_n$, oder, wenn immer die gleich grosse Last Q gehoben wurde, $= Q\,(h_1 + h_2 + h_3 + \ldots . h_n)$. Man kann dieses Product, zum Unterschied von der Leistungsgrösse Q. h, auch als den Effect der Muskelarbeit bezeichnen *).

§. 173. Theorie der Nerven- und Muskelkräfte.

Den Vorgang der Erregung müssen wir als eine Molecularbewegung auffassen, die durch den Reiz erzeugt wird, und die sich von der gereizten Stelle aus mit messbarer Geschwindigkeit fortpflanzt. Die Fortpflanzung einer Bewegung kann aber auf doppelte Weise geschehen: entweder durch unmittelbare Uebertragung von einem Massetheilchen auf das andere oder durch eine continuirliche Auslösung von Spannkräften und Ueberführung derselben in lebendige Kräfte. Ein Beispiel der ersten Art ist die Bewegung des Schalls, ein Beispiel der zweiten ist die Bewegung einer Lawine. Bei der Fortpflanzung durch Uebertragung bleibt die Summe der lebendigen Kräfte ungeändert, sie kann nur scheinbar abnehmen, indem sich die eine Form lebendiger Kraft in die andere (z. B. mechanische Bewegung in Wärme) umsetzt. Bei der Auslösung von Spannkräften dagegen kann die Summe der ausgelösten lebendigen Kräfte die Summe der auslösenden weit übertreffen, wie uns dies das Beispiel des Anschwellens einer Lawine veranschaulicht. Die Nerven- und Muskelbewegung muss nun als ein Vorgang der letzteren Art, als eine Auslösung von Spannkräften durch die lebendige Kraft des Reizes betrachtet werden. Es folgt dies unmittelbar daraus, dass die Erregung wächst mit der Grösse der durchlaufenen Strecke (§. 165), da die Fortpflanzuug durch blosse Bewegungsübertragung eher den entgegengesetzten Erfolg, eine Abnahme der Erregung mit der Grösse der durchlaufenen Strecke, erwarten liesse.

*) Ed. Weber, Art. Muskelbewegung. Wundt, Lehre von der Muskelbewegung. Volkmann, Archiv f. Anat. u. Phys., 1857. Kronecker, Dissert. Berlin 1863. Leber, Ztschr. f. rat. Med. Bd. 18., Hermann, Arch. f. Anat. u. Phys. 1861.

Jede Spannkraft kann man sich in eine *spannende* und in eine *hemmende* Kraft zerlegt denken. So ist das Gewicht, das an einem Faden hängt, die spannende, der Widerstand des Fadens die hemmende Kraft. Eine Auslösung erfolgt, das Gewicht fällt zu Boden, wenn entweder die spannende Kraft vergrössert oder die hemmende vermindert wird. Die Molecularbewegung, die wir Erregung nennen, muss auf einer ebensolchen Störung des im ruhenden Nerven oder Muskel vorhandenen Gleichgewichts zwischen Molecularspannung und Molecularhemmung beruhen. Fast säimmtliche Erscheinungen erklären sich nun vollständig, wenn man voraussetzt, dass im *Katelektrotonus* die Kräfte der *Molecularspannung*, im *Anelekrotonus* die Kräfte der *Molecularhemmung* relativ vermehrt seien. *Die Kräfte der Molecularspannung sind im Katelektrotonus vermehrt.* Wenn ein Gewicht, das an einem Faden hängt, vergrössert wird, während der Widerstand des Fadens ungeändert bleibt, so kann eine äussere Kraft, z. B. ein Zug an dem Gewicht, leichter als zuvor den Widerstand des Fadens aufheben, so dass das Gewicht zu Boden fällt, d. h. die Spannkraft in lebendige Kraft übergeht. Auf den Nerven übertragen heisst dies: im Katelektrotonus, als dem Zustand vermehrter Molecularspannung, muss die Erregbarkeit zunehmen. *Die Kräfte der Molecularhemmung sind im Anelektrotonus vermehrt.* Wenn das Gewicht, das am Faden hängt, ungeändert bleibt, aber der Widerstand des Fadens vergrössert wird, so muss nun die äussere Kraft, die diesen Widerstand überwindet, wachsen. Auf den Nerven übertragen bedeutet dies: im Anelektrotonus, als dem Zustand vermehrter Molecularhemmung, muss die Erregbarkeit abnehmen. Das Zuckungsgesetz und das Gesetz der Modificationen lassen unmittelbar hieraus sich ableiten. Die Spannkraft eines durch einen Faden festgehaltenen Gewichts kann nur dann in die lebendige Kraft des Falls übergehen, wenn entweder das Gewicht (die spannende Kraft) zu- oder der Widerstand des Fadens (die hemmende Kraft) abnimmt. Analog wird der Nerv nur errregt werden durch Zunahme der Molecularspannung, Eintritt des Katelektrotonus, oder durch Abnahme der Molecularhemmung, Verschwinden des Anelektrotonus. Nach dem Aufhören des Katelektrotonus ist, bis die Ausgleichung durch den Stoffwechsel geschieht, die Molecularspannung, nach dem Aufhören des Anelektrotonus die Molecularhemmung erschöpft. Hieraus erklärt sich, dass im Gebiet des Katelektrotonus die Nachwirkung in einer Erregbarkeitsabnahme (negative Modification), im Gebiet des Anelektrotonus in einer Erregbarkeitszunahme besteht (positive Modification). Die Ursache des Oeffnungstetanus existirt also, wie die Erfahrung bestätigt, nur am positiven Pol. Wird der Strom nun in umgekehrter Richtung durch den Nerven gesendet, so gerathen die zuvor anelektrotonisirten Stellen in Katelektrotonus, es werden demnach in ihnen die Kräfte der Molecularspannung vermehrt, während die Kräfte

der Molecularhemmung vermindert bleiben: der Oeffnungstetanus wird verstärkt. Bei starken Strömen hingegen breitet sich (vergl. Fig. 80 S. 473) der Anelektrotonus, die Zunahme der Molecularhemmung, nahezu über die intrapolare Strecke aus, daher starke Ströme, welche Richtung sie auch haben mögen, den Oeffnungstetanus beruhigen. Die Zunahme der Erregbarkeit, welche als Nachwirkung des constanten Stroms zurückbleibt, hat somit, ebenso gut wie die Abnahme der Erregbarkeit, die Ermüdung, ihren Grund in einer Abnahme der Kräfte: nur sind dort die Kräfte der Molecularhemmung vermindert, während die Ermüdung auf einer Abnahme der Molecularspannung beruht.

Aehnlich einfach erklärt sich das Gesetz der Nervenerregung. Kehren wir wieder zu dem Beispiel eines an einem Faden aufgehängten Gewichtes zurück, so muss, wenn die Spannkraft des Gewichtes langsam zu- oder der Widerstand des Fadens langsam abnimmt, der letztere sich allmälig ausdehnen, und das Gewicht wird langsam zu Boden sinken. Ebenso wird der Nerv nicht erregt, wenn er langsam in den Katelektrotonus ein- oder aus dem Anelektrotonus austritt.

In scheinbarem Widerspruch mit dieser Vorstellung liegt die Thatsache, dass die Reizung durch elektrotonisirte Stellen (vorausgesetzt dass die Stromstärke nicht eine gewisse Grenze übersteigt) sich fortpflanzt, ohne verändert zu werden. Zur Erklärung dieses Widerspruchs muss man annehmen, dass von den an der erregten Stelle frei gewordenen Kräften immer nur so viele auf die Verschiebung der Molecularhemmung verwendet werden, als nothwendig ist, damit diejenige Grösse der Veränderung zu Stande komme, welche durch die Quantität der vorhandenen lebendigen Kräfte vorgeschrieben ist. Ein Beispiel wird dies näher erläutern. Denken wir uns ein Rad, welches durch eine gegen seine Axe andrückende Feder schwer und leicht beweglich gemacht werden kann. An einer Speiche dieses Rades befinde sich eine Schaufel, auf welche ein Wasserstrahl herabfällt, der das Rad dreht. Sobald die Rotation einen gegebenen kleinen Theil beträgt, hat sich die Schaufel aus dem Bereich des Flüssigkeitsstrahls verschoben. Drücken wir nun die Feder an, so legt das Rad durch dieselbe lebendige Kraft einen kleineren Weg zurück, so dass es von mehr Flüssigkeitstheilchen getroffen wird, bis die Rotation jene gegebene Grösse erreicht hat. Eine continuirlich andauernde lebendige Kraft bewirkt also hier an dem leichter beweglichen Rad keine grössere Verschiebung als an dem schwerer beweglichen. Aehnlich bleibt bei der Leitung der Erregung durch den Nerven die Grösse der ausgelösten Erregung gleich, ob die Molecularhemmung in einer Strecke, durch welche die Leitung stattfindet, grösser oder kleiner ist.

Schliesslich lässt sich noch die Frage aufwerfen, welche Bedeutung der aufgestellten Theorie gegenüber den elektrischen Erscheinungen an den Nerven und Muskeln zuerkannt werden muss. Die nach aussen abzuleitenden elektrischen Kräfte sind lebendige Kräfte, welche als solche die Bewegungen (der Magnetnadel, des stromprüfenden Froschschenkels) erzeugen, durch die sie wahrgenommen werden. Fortwährend geht, wie das stete Freiwerden elektromotorischer Wirkungen beweist, ein Theil der Spannkräfte in lebendige Kräfte über. Während diese

Ueberführung stetig geschieht, entsteht die lebendige Kraft der Erregung, die sich schliesslich als Muskelzuckung oder Empfindung äussert, nur zeitweise, bei Einwirkung eines Reizes, aus den Spannkräften. Die Untersuchung der Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus ergibt nun, dass wo die nach aussen abzuleitenden elektrischen Kräfte zunehmen (im Anelektrotonus) die durch einen gegebenen Reiz auszulösende lebendige Kraft der Erregung abnimmt, während umgekehrt, wo die nach aussen abzuleitenden elektrischen Kräfte abnehmen (im Katelektrotonus), die lebendige Kraft der Erregung zunimmt. Nun sind aber im Gebiet des Anelektrotonus die Kräfte der Molecularhemmung, im Gebiet des Katelektrotonus die Kräfte der Molecularspannung vermehrt. Folglich nehmen die frei werdenden elektrischen Kräfte auf der Seite der zunehmenden Hemmung zu und auf der Seite der abnehmenden Hemmung ab. Hieraus ist mit Wahrscheinlichkeit zu schliessen, dass die elektrischen Erscheinungen von den Kräften der Molecularhemmung herrühren. Denn es ist leicht erklärlich, dass, wenn die Kräfte der Molecularhemmung zunehmen, auch jener Theil derselben zunimmt, welcher fortwährend in lebendige Kräfte übergeht. Die Erregung hingegen wird umgekehrt von den Kräften der Molecularspannung bedingt sein, von denen nur zeitweise, bei eintretender Erregung, ein Theil in lebendige Kräfte übergeht.

Die Grundzüge der obigen Theorie sind von Pflüger, gestützt auf seine Untersuchungen über die Physiologie des Elektrotonus, entworfen worden, doch hat derselbe seine Theorie auf das Gebiet der Reizungserscheinungen beschränkt. Wir haben hier versucht, dieselbe an der Hand des Princips der Erhaltung der Kraft auf den Zusammenhang zwischen den Reizungserscheinungen und den elektrischen Erscheinungen auszudehnen.

II. Die Sinnesempfindungen.

§. 174. Uebersicht und Eintheilung.

Unter den Sinnesempfindungen verstehen wir jene Erfolge, welche durch die Einwirkung der Erregungen in den Sinnesorganen und in den Sinnesnerven auf unser Bewusstsein entstehen. Indem zusammengehörige Sinnesempfindungen in eine bestimmte Ordnung gebracht und auf Objecte bezogen werden, führen sie zur Wahrnehmung und Vorstellung. Die Wahrnehmung und die Vorstellung sind psychische Acte, die nähere Zergliederung derselben fällt daher der Psychologie anheim, dagegen muss über die physischen Bedingungen ihrer Entstehung die Physiologie Rechenschaft geben.

Man kann die Sinnesempfindungen entweder nach einem psychologischen oder nach einem physiologischen Princip classificiren. Die psy-

chologische Eintheilung trennt dieselben nach ihrer wesentlichsten Differenz für das Bewusstsein in objective Empfindungen (Empfindungen im engeren Sinne) und in subjective Empfindungen (Gefühle). Die physiologische Eintheilung dagegen trennt sie nach den verschiedenen Sinnesorganen und den durch sie bedingten functionellen Unterschieden. Wir haben hier dem letzteren Eintheilungsgrund zu folgen und handeln daher:

1) von dem Tastsinn, den Bewegungsempfindungen und dem Gemeingefühl,

2) von dem Gesichtssinn,

3) von dem Gehörssinn,

4) von dem Geruchs- und dem Geschmackssinn.

Der speciellen Betrachtung dieser Sinne schicken wir eine kurze Uebersicht der allgemeinen Beziehungen der Empfindung zu den äusseren Sinnesreizen sowie zur Wahrnehmung und Vorstellung voraus.

Die psychologische Eintheilung der Empfindungen fällt nirgends mit der physiologischen zusammen. In dem nämlichen Sinnesorgan können die Eindrücke bald als objective Empfindungen bald als Gefühle percipirt werden. Namentlich pflegen alle sehr intensiven Eindrücke sich in der Form des Schmerzgefühls zu äussern. Doch gibt es Empfindungen bestimmter Art, welche vorzugsweise leicht auf einen subjectiven Zustand oder auf eine subjective Veränderung bezogen werden und demnach als Gefühle zu bezeichnen sind: so die Bewegungsempfindungen, die (nur unter abnormen Verhältnissen intensiver werdenden) Empfindungen in inneren Organen. Ihnen gegenüber werden dann die Empfindungen der eigentlichen Sinnesorgane, die Tast-, Gesichts-, Gehörs-, Geruchs- und Geschmacksempfindungen, objective Sinnesempfindungen genannt. Unter diesen fünf Sinnen stehen nur die Empfindungen der Haut den sogenannten Gefühlen näher, daher man dieselben häufig auch unter dem Namen des Gefühlssinns vereinigt hat.

§. 175. Allgemeine Beziehungen der Sinnesempfindung.

1) Verhältniss der Empfindung zum Reize. Jeder äussere Sinnesreiz besteht in einer Bewegung. Entweder sind es die Bewegungen eines schweren Körpers (Tastreiz) oder Oscillationen der Luft (Schall) oder Vibrationen des Aethers (Licht und strahlende Wärme), oder endlich sehr schnelle Schwingungen der wägbaren Atome (geleitete Wärme), welche unsere Sinnesorgane erregen. An jeder Bewegung können wir nun unterscheiden die lebendige Kraft der Bewegung und die Form der Bewegung. Bei den Schwingungsbewegungen, den häufigsten Sinnesreizen, entspricht die lebendige Kraft der Amplitude der Schwingungen, und die wichtigsten Unterschiede der Schwingungsform sind die Unterschiede der Wellenlänge. An der Empfindung aber unterscheiden wir Intensität und Qualität: die Intensität der Empfindung ist von der lebendigen Kraft, die Qualität von der Form der Reizbewegung abhängig.

a) Intensität der Empfindung. Die Empfindung beginnt mit unendlich kleinen Werthen, wenn der Reiz schon eine gewisse endliche Grösse erreicht hat. Bei weiterem Wachsthum des Reizes wird dann die Abhängigkeit der Empfindungsintensität von der lebendigen Kraft der Reizbewegung durch folgendes Gesetz ausgedrückt. Wenn die Intensität der Empfindung um gleiche absolute Grössen wachsen soll, so muss die lebendige Kraft des Reizes um gleiche relative Grössen zunehmen. Dieses von E. H. Weber gefundene Gesetz wird nach Fechner als das psycho-physische Gesetz bezeichnet. Diejenige Grösse des Reizes, bei welcher eben die Empfindung beginnt, wird die Reizschwelle, diejenige Grösse des Reizunterschieds, bei welcher der Empfindungsunterschied merklich wird, die Unterschiedsschwelle genannt. Nun hat ein eben merklicher Empfindungsunterschied ebenso wie eine eben merkliche Empfindung selbstverständlich immer dieselbe Grösse. Wenn wir von verschiedenen Reizstärken ausgehen, so bedeutet daher die Unterschiedsschwelle das Verhältniss, in welchem der Reiz gesteigert werden muss, wenn die Empfindung um gleichviel zunehmen soll. Man kann desshalb die letztere Schwelle allgemeiner als Verhältnissschwelle oder, weil es sich um ein constantes Verhältniss handelt, als Verhältnissconstante bezeichnen. Setzen wir z. B. diejenige Intensität des äusseren Reizes = 1, bei welcher eben Empfindung entsteht, so ist 1 die Reizschwelle. Müssen wir nun den Reiz 1 um $^1|_{10}$ steigern, damit ein Empfindungsunterschied merklich werde, so ist die Unterschiedsschwelle = $^1|_{10}$. Es muss dann aber nach dem psycho-physischen Gesetz ein 10mal stärkerer Reiz auch um $^1|_{10}$ seiner Grösse, also der Reiz 10 um 1, gesteigert werden, damit der Unterschied merklich sei: die Zahl $^1|_{10}$ ist also allgemein die Verhältnissschwelle oder Verhältnissconstante.

Fechner hat folgende Methoden unterschieden, mit Hülfe derer die Gültigkeit des psycho-physischen Gesetzes für die verschiedenen Sinnesgebiete nachzuweisen ist: 1) die Methode der eben merklichen Unterschiede. Man ermittelt bei verschiedenen Reizstärken denjenigen Reizzuwachs, welcher erfordert wird, um einen eben merklichen Unterschied der Empfindung hervorzurufen. 2) Die Methode der richtigen und falschen Fälle. Man lässt bei verschiedenen Reizstärken oft nach einander sehr kleine Reizunterschiede einwirken, so dass der Unterschied der Empfindung nicht mehr deutlich ist, und notirt die Fälle richtigen und die Fälle falschen Urtheils; es wird dann für die verschiedenen Reizstärken derjenige kleine Reizunterschied bestimmt, bei welchem das Verhältniss der richtigen und falschen Fälle das nämliche ist; hierbei ergibt sich, dass der Reizzuwachs zur ursprünglichen Reizgrösse immer im selben Verhältnisse stehen muss, wenn sich die gleiche relative Zahl richtiger und falscher Fälle ergeben soll. 3) Die Methode der mittleren Fehler. Ein Reiz wird so lange abgestuft, bis er eine Empfindung bewirkt, die einer andern durch einen Reiz von gegebener Stärke bewirkten Empfindung gleich zu sein scheint; dieser Versuch wird öfter wiederholt und der dabei begangene mittlere Fehler bestimmt; die Grösse des letztern muss der Empfindlichkeit für Reizunterschiede proportional sein.

Man kann dem psycho-physischen Gesetz einen sehr einfachen mathematischen Ausdruck geben. Wird mit e die durch einen Reiz r bewirkte Empfindung und mit d e der Empfindungszuwachs bezeichnet, welcher entsteht, wenn r um die unendlich kleine Grösse d r wächst, so ist, wenn C eine constante Grösse bedeutet, $d\,e = \frac{C\,d\,r}{r}$, d. h. der Empfindungszuwachs d e ist constant, so lange $\frac{d\,r}{r}$, das Verhältniss des Reizzuwachses zum Reize, dasselbe bleibt. Die durch diese Formel ausgedrückte Beziehung ist nun genau die nämliche, welche auch zwischen den Logarithmen und ihren zugehörigen Zahlen stattfindet. Die Logarithmen nehmen um gleiche Grössen zu, wenn die Zahlen so zunehmen, dass der Zuwachs zur Grösse der Zahl immer das gleiche Verhältniss hat. Man kann daher auch sagen: *die Empfindung wächst proportional dem Logarithmus des Reizes*, und man kann dies durch die Formel ausdrücken $e = K. \log. \frac{r}{\varrho}$, worin K eine constante Zahl und ϱ die Reizschwelle bedeutet. Die Integralrechnung lehrt, dass die letztere Formel nichts anderes als das Integral der in der ersten Formel gegebenen Differentialgleichung ist.

In jedem Sinnesgebiet gibt es für das psycho-physische Gesetz eine *obere Grenze*, von welcher an die Empfindungen noch langsamer als im Verhältniss der Logarithmen der Reize wachsen, und endlich wird ein Punkt erreicht, bei welchem jede weitere Steigerung des Reizes keine Steigerung der Empfindung mehr bewirken kann, der Grund dieser begrenzten Gültigkeit ist ein *physischer*. Das psycho-physische Gesetz bleibt nämlich so lange strenge gültig, als der Erregungsvorgang im Nerven proportional der Stärke des Reizes wächst. Nun geschieht von einer gewissen Grenze an dieses Wachsthum langsamer, und endlich wird ein Erregungsmaximum erreicht (vgl. §. 163). Die Empfindung ist aber ja direct nur von dem Erregungsvorgang im Nerven und erst durch diesen vom äusseren Reize abhängig. Ebenso kommt auch eine *untere* Grenze für die Gültigkeit des Gesetzes vor (vgl. §. 190). Ziemlich erhebliche Veränderungen zeigt endlich die Reizschwelle je nach der verschiedenen Erregbarkeit des Sinnesorgans. Die nachfolgende Zusammenstellung der Reizschwellen und der Verhältnissschwellen oder Verhältnissconstanten (die weniger passend auch Unterschiedsconstanten genannt werden) bezieht sich daher nur auf approximative Mittelwerthe:

	Verhältnissconstante.	Reizschwelle.
Tastempfindung	$^1/_3$	Druck von 0,002—0,05 Grm. (Aubert).
Temperatur	$^1/_3$	Bei einer Eigenwärme der Haut von 18,4° C. etwa = $^1/_8$° (Weber).
Bewegungsempfindung	$^1/_{17}$	Verkürzung des inneren geraden Augenmuskels um 0,004 Mm. (Wundt).
Schall	$^1/_3$	Kork von 1 Milligr. Gewicht 1 Millim. hoch auf eine Glasplatte fallend gehört in 91 Mm. Entfernung (Schafhäutl).
Licht	$^1/_{100}$	Lichtstärke etwa 300 mal schwächer als der Vollmond (Aubert).

Eine Erklärung des empirisch gefundenen psycho-physischen Gesetzes besitzen wir noch nicht. Vorläufig lässt sich dasselbe, wie ich gezeigt habe, psychologisch beleuchten, indem man ihm einen *logischen* Sinn gibt. Die Verhältnissschwelle kann nämlich als das Resultat eines *Vergleichungsschlusses*

betrachtet werden. Ueberall, wo wir Grössen ohne weitere Hülfsmittel vergleichen, liefert diese Vergleichung allein relative Ergebnisse, wir vermögen immer nur das Verhältniss je einer Grösse zur andern oder, nach dem Ausdruck des psychophysischen Gesetzes, die Verhältnissconstante anzugeben *).

b) Qualität der Empfindung. Wir schreiben 1) den Empfindungen der verschiedenen Sinne und 2) den durch verschiedene Formen der Reizbewegung verursachten Empfindungen eines und desselben Sinnes verschiedene Qualität zu. So sind z. B. Ton- und Lichtempfindung qualitativ von einander verschieden, ausserdem bilden die Tonhöhen, die Farbenempfindungen wieder unter sich Reihen qualitativ verschiedener Empfindungen. Zwischen den Empfindungen der verschiedenen Sinne gibt es keine Uebergänge; die Empfindungsqualitäten eines und desselben Sinnes dagegen, z. B. die Tonhöhen, die Farben, gehen continuirlich in einander über. In Bezug auf die Art, wie die qualitativen Empfindungen neben einander geordnet sind, finden sich aber bemerkenswerthe Unterschiede. Die Tonreihe schreitet von jedem Punkte nur nach zwei Richtungen, zu höheren und zu tieferen Tönen, fort. Dagegen gibt es von jeder Farbe aus Uebergangstinten zu jeder möglichen andern Farbe. Das System der Tonempfindungen lässt daher, ähnlich dem System der Empfindungsintensitäten, durch eine Linie sich darstellen, das System der Farbenempfindungen aber bildet eine Fläche von zwei Dimensionen. Nur bei dem Gehörssinn ist darum auch eine einfache Beziehung zwischen der Empfindung und der Form der Reizbewegung, der Wellenlänge oder Schwingungsgeschwindigkeit, möglich. Hier greift dann ebenfalls das psycho-physische Gesetz Platz: dem gleichen relativen Wachsthum der Schwingungsgeschwindigkeit entspricht die gleiche absolute Steigerung der Tonhöhe.

Wir haben uns zunächst auf die beiden besser erforschten Sinnesgebiete, Gesichts- und Gehörssinn, beschränkt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass sich der Geruchs- und Geschmackssinn dem Gesichtssinne analog verhalten, da wir auch hier Uebergänge der Empfindung wahrnehmen, die aber wegen der Vermischung verschiedenartiger Eindrücke nicht deutlich aufgefasst werden. Die Wärmeempfindungen und die Bewegungsgefühle dagegen sind nur intensiv abgestuft: wir können Qualitäten innerhalb eines jeden einzelnen dieser Sinnesgebiete nicht mehr unterscheiden. Bei der reinen Tastempfindung endlich scheint es ausser den intensiven bloss örtliche Verschiedenheiten zu geben, indem die Empfindung an verschiedenen Hautstellen eine etwas verschiedene qualitative Färbung besitzt. Andere Unterschiede, die hier gewöhnlich als qualitativ betrachtet werden, sind dies nicht im eigentlichen Sinne: so beruht z. B. die Empfindung einer rauhen Oberfläche nur auf der besondern discontinuirlichen Anordnung der einzelnen örtlichen Eindrücke, die Empfindung, die ein stechendes Instrument gegenüber einem gewöhnlichen Druck hervorruft, beruht darauf dass dort überhaupt

*) Fechner, Elemente der Psychophysik, Leipzig 1860, Bd. 1. Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, Leipzig 1863, Bd. 1.

keine eigentliche Reizung des Tastorgans sondern des sensiblen Nerven selbst stattfindet.

Das Fehlen der Uebergänge zwischen den Qualitäten der verschiedenen Sinne, und die Existenz solcher zwischen den Empfindungen jedes einzelnen Sinnes erklärt sich aus der Thatsache, dass dort die Empfindung sprungweise, hier continuirlich der Veränderung des äusseren Reizes folgt, was mit dem verschiedenen Bau der Sinnesorgane zusammenhängt. Zwischen den Schwingungen, die wir eben noch als Ton empfinden, und jenen, die wir als Wärme auffassen, liegt eine grosse Zahl von Schwingungsgeschwindigkeiten, die für keines unserer Sinnesorgane wahrnehmbar sind, die schnelleren Wärmeschwingungen werden zwar gleichzeitig als Licht empfunden, aber von andern percipirenden Organen.

	Schwingungsgeschwindigkeit
Tiefster Ton	16 in der Sec.
Höchster Ton	36000 „ „ „
Tiefste Farbe (Roth) . . .	450 Billionen in der Sec.
Höchste Farbe (Violett) . .	785 „ „ „ „

Die Wärmempfindungen schieben sich ein zwischen Ton und Farbe, mit der letztern noch theilweise zusammenfallend; eine absolute Schwingungszahl kann für den Anfang derselben nicht angegeben werden, weil sie nicht bei einer absoluten Temperatur sondern bei einem bestimmten Temperatur*unterschied* der äussern Objecte und unseres Tastorgans beginnen.

2) *Verhältniss der Empfindung zur Vorstellung.* Wir nennen *Empfindung* diejenige Veränderung unseres Bewusstseins, welche unmittelbar durch die Sinneserregung hervorgebracht wird. Zur *Vorstellung* wird die Empfindung, sobald sie auf eine Ursache bezogen wird, die ausserhalb unseres Bewusstseins liegt. Mit Hülfe von Empfindungen, die zu Vorstellungen verarbeitet sind, unterscheiden wir zunächst unsern eigenen Leib von den äusseren Gegenständen und dann die letzteren von einander. Ehe sich aber die Empfindungen zu Vorstellungen erheben, müssen sie in Beziehung zu einander gebracht sein. Bevor wir z. B. die Vorstellung eines ausgedehnten Körpers bilden, müssen die Erregungen aller Netzhautpunkte, die von dem Bild des Körpers getroffen werden, in eine dem äussern Object correspondirende Ordnung gebracht sein. Nun ist diese Ordnung selbst noch nicht die Vorstellung, denn wir können uns z. B. die Ordnung des Sehfeldes oder der Tonreihe hergestellt denken, ohne dass das gesehene Bild oder der gehörte Klang auf eine Ursache ausserhalb unseres Bewusstseins bezogen wird. Es scheint nicht unzweckmässig für diese Mittelstufe zwischen Empfindung und Vorstellung den Ausdruck *Wahrnehmung* vorzubehalten.

Wir glauben mit der hier aufgestellten Begrenzung der Begriffe Empfindung, Wahrnehmung und Vorstellung einerseits in zureichender Uebereinstimmung geblieben zu sein mit dem Sinn, welchen die Sprache diesen Bezeichnungen beilegt, und anderseits scheinen uns die drei oben aufgeführten Acte, die unzweifelhaft den Process der sinnlichen Erkenntniss zusammensetzen, am meisten der festen Bezeichnung zu bedürfen. Uebrigens ist die wissenschaftliche Terminologie hier

im Ganzen sehr schwankend, namentlich hat man vielfach alle Veränderungen unseres Bewusstseins, also auch schon die reinen Empfindungen, als Vorstellungen bezeichnet, anlehnend an jene philosophische Betrachtung, welche das Vorstellen als die Grundeigenschaft der Seelenmonade auffasst. Wird es erforderlich die direct durch äussere Erregungen hervorgerufenen Vorstellungen von jenen zu unterscheiden, die durch Reproduction und Combination früher gehabter Wahrnehmungen entstehen, so mögen die ersteren als Phantasievorstellungen, die letzteren als Anschauungsvorstellungen bezeichnet werden.

Es ist Aufgabe der Psychologie näher zu untersuchen, wie aus den Empfindungen die Wahrnehmungen und Vorstellungen sich bilden. Dennoch kann sich auch die Physiologie nicht ganz des Eingehens auf diese Frage enthalten, da sie bei der Zergliederung der zur Bildung unserer Sinnesvorstellungen erforderlichen physischen Hülfsmittel nothwendig auch den Process jener Bildung einigermassen berücksichtigen muss. Im Allgemeinen lassen sich die rücksichtlich der Erklärung des genannten Processes herrschenden theoretischen Ansichten unter drei Kategorieen bringen: 1) die nativistische Theorie. So hat Helmholtz passend jene Ansichten genannt, welche die Erhebung der Empfindung zur Vorstellung auf angeborene Einrichtungen der Sinnesorgane und des Gehirns oder unseres Bewusstseins zurückführen; werden die ersteren, d. h. die Bedingungen der physischen Organisation, in den Vordergrund gestellt, so tragen diese Theorieen das Gepräge einer materialistischen Ansicht; werden die angeborenen Eigenschaften des Geistes mehr hervorgehoben, so liegt eine idealistische Anschauung zu Grunde. Der materialistische Nativismus nimmt also z. B. an, wir bildeten aus unsern Gesichtsempfindungen desshalb räumliche Vorstellungen, weil alle Lichteindrücke auf der Netzhaut in einem räumlichen Bilde lägen; der idealistische Nativismus aber behauptet, die Raumanschauung sei eine angeborene Eigenschaft unseres Bewusstseins. Die Physiologen, die den Nativismus vertreten, haben übrigens seit J. Müller in der Regel diese beiden Momente vereinigt. 2) Die empiristische Theorie. Ihr ist die Vorstellung ein Resultat der Erfahrung. Wir gebrauchen die Sinnesempfindungen als Zeichen, nach denen wir die Beschaffenheit der äussern Objecte gemäss unsern frühern Erfahrungen beurtheilen. Nachdem früher namentlich die englischen Sensualisten (Locke) hierher gehörige Ansichten vorgetragen, hat neuerdings Helmholtz seiner Darstellung der Gesichtswahrnehmungen im Einzelnen die empiristische Theorie zu Grunde gelegt; dabei hat jedoch dieser Forscher die Nothwendigkeit einer über den Empirismus sich erhebenden psychologischen Begründung anerkannt, indem er, mit einem Grundgedanken Schopenhauer's zusammentreffend, die erste Entstehung der Vorstellungen aus der Apriorität des Begriffs der Ursache ableitet, der uns veranlasse, Objecte als die äusseren Ursachen unserer Empfindung vorauszusetzen. 3) Die psychologische Theorie. Sie nimmt für die Entwicklung der Vorstellungen aus den Empfindungen einen psychischen Process an, dessen nähere Erforschung Aufgabe der psychologischen Untersuchung ist, die hierbei aber in den physiologischen Beobachtungen ein werthvolles Material erkennen muss. In vielen Einzelerklärungen kann die psychologische Theorie mit der empiristischen zusammentreffen, da die Beurtheilung nach früheren Erfahrungen nur ein einzelner psychologischer Process ist; die ganze empiristische Theorie ist daher eigentlich nur eine specielle Form der psychologischen. Diese letztere unterscheidet sich aber darin von dem Empirismus, dass sie für die erste Erzeugung der Wahrnehmung und Vorstellung keine Beurtheilungen nach früheren

Erfahrungen zugestehen kann, sondern sich genöthigt sieht, hier Processe constructiver Art vorauszusetzen, von welchen anzunehmen ist, dass sie auch bei den späteren Wahrnehmungen sich noch wirksam erweisen; die psychologische Theorie kann daher der Beurtheilung nach der Erfahrung, welche der Empirismus zur Hauptsache macht, überhaupt nur eine secundäre Bedeutung zugestehen. Unter den Philosophen hat hauptsächlich Herbart an einer psychologischen Begründung der Lehre von den Sinnesanschauungen gearbeitet; Lotze, Waitz u. A. sind ihm auf diesem Wege gefolgt. Ich selbst habe versucht ausgehend von physiologischen Erfahrungen Anfänge einer psychologischen Theorie zu begründen.

Man ist bei den psychologischen und empiristischen Theorieen der Sinneswahrnehmung meistens von der Thatsache der Association der Vorstellungen ausgegangen, indem man theils eine gewohnheitsmässige Verknüpfung der stattfindenden Wahrnehmungen mit früheren Vorstellungen (Locke) theils eine Association der Empfindungen oder einfachen Vorstellungen unter einander zu complexen Vorstellungen (Herbart) annahm. In der That sieht sich die Psychologie vorerst, wie es scheint, noch darauf angewiesen statt wirklicher Erklärungen der Phänomene Analogieen aufzustellen, indem sie mit Hülfe eines deutlicher erkannten, wenngleich selbst noch der Erklärung bedürftigen Phänomens ein anderes veranschaulicht. Für die Sinneswahrnehmungen hat sich nun ausser der Association der Vorstellungen und, wie uns scheint, mehr als diese das Gebiet der logischen Processe zur Veranschaulichung der stattfindenden Vorgänge nützlich erwiesen. Schon bei früheren Forschern, Keppler, Berkley, besonders aber bei Schopenhauer, finden sich Anklänge an eine solche Auffassung. Ebenso hat Helmholtz schon vor längerer Zeit namentlich die Gesichtstäuschungen und das stereoskopische Sehen auf unbewusste Analogieschlüsse zurückgeführt. Ohne diese Andeutungen zu kennen, die später in den beiden für die Lehre von der Sinneswahrnehmung so epochemachenden Werken des genannten Forschers (Lehre von den Tonempfindungen und physiologische Optik) ihre weitere Ausführung erhalten haben, versuchte ich, vom selben Gedanken ausgehend, die psychologische Theorie auf der Grundlage unbewusster logischer Processe aufzubauen. Während aber die empiristische Theorie alle Bildung von Vorstellungen vollkommen consequent und, soweit es um die zusammenhängende Erklärung eines einzelnen Sinnesgebietes sich handelt, auch vollkommen ausreichend eine Induction aus der Erfahrung oder einen unbewussten Analogieschluss nennt, glaubte ich dem letzteren nur eine untergeordnete und ergänzende Bedeutung zuschreiben zu dürfen und für den wichtigeren, eigentlich constructiven Theil der Wahrnehmungen vielmehr das Bild jener logischen Processe wählen zu müssen, welche bei der Entwicklung der Begriffe wirksam sind, und welche unter andern auch den Causalbegriff erzeugen, den die empiristische Theorie schlechthin als a priori gegeben voraussetzen muss. In der That ist jeder Begriff ebenso ein Neues gegenüber den Merkmalen, aus denen er sich zusammensetzt, wie die Vorstellung gegenüber den Empfindungen. Ich habe desshalb die Wahrnehmung eine Synthese der Empfindungen und dagegen die Vorstellung eine Analyse der Wahrnehmungen genannt, entsprechend den Operationen der Synthese und Analyse, die wir innerhalb der Begriffbildung vorfinden. Denn bei der Wahrnehmung verknüpfen wir die Empfindungen nach den in ihnen vorgefundenen Beziehungen in einer bestimmten Ordnung; in der Vorstellung aber trennen wir das Wahrgenommene nach gewissen Merkmalen in einzelne Objecte *).

*) Man vergl. hierzu besonders Lotze, medicinische Psychologie, Leipzig

1. Der Tastsinn, die Bewegungsempfindungen und das Gemeingefühl.

§. 176. Der Tastsinn.

Die Tastempfindungen werden vermittelt durch eigenthümliche Organe, in welchen die sensibeln Nerven endigen. Im Allgemeinen lassen sich drei Formen dieser Tastorgane unterscheiden: die einfachen Endkolben, die Tastkörperchen und die Pacinischen Körperchen. Unter ihnen sind die einfachen Endkolben (Fig. 84 A) am weitesten verbreitet. Man hat sie in der äussern Haut, in den Papillen der Zunge und des rothen Lippenrandes, in der Conjunctiva des Auges aufgefunden. Sie sind von kugelförmiger oder ellipsoidischer Gestalt und haben eine Länge von $^1/_{80}$—$^1/_{20}$''', eine Breite von $^1/_{150}$—$^1/_{100}$'''. Jeder Endkolben besteht aus einer bindegewebigen, mit Kernen besetzten Hülle, der unmittelbaren Fortsetzung des Neurilemmas. Die Nervenfaser tritt am einen Ende in den Kolben ein, wird blasser und schmäler und endigt meist mit einer leichten Anschwellung am entgegengesetzten Ende. Die Tastkörperchen (B) sind etwas grössere Gebilde, die man nur in den Papillen der durch besondere Empfindlichkeit sich auszeichnenden Hautstellen vorfindet. Sie sind gleichfalls von einer mit Kernen versehenen Bindegewebshülle umgeben. In dieser findet sich dann aber ein in quere Scheiben zerfallender ellipsoidischer Körper, der wahrscheinlich aus Bindesubstanz besteht, und in welchen von der Basis des Tastkörperchens aus Nervenfasern eintreten. Wie diese in ihm endigen ist noch nicht festgestellt. Die Pacini'schen Körperchen (C) erreichen schon die



Fig. 84.

1852. Schopenhauer, Satz vom zureichenden Grunde, 3. Aufl. Leipzig 1864. Helmholtz, über das Sehen des Menschen, ein populärer Vortrag, Leipzig 1855, und Handbuch der physiolog. Optik, Leipzig 1867. Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung (1858—62), Leipzig 1862, und Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 2 Bde. Leipzig 1863.

Sichtbarkeit mit blossem Auge. Sie besitzen eine Grösse von $^1/_2$—2''' und finden sich namentlich im Unterhautzellgewebe als Endorgane der Hautnerven der Handfläche und der Fusssohle, ausnahmsweise auch an andern Hautnerven; ausserdem kommen aber diese Körperchen an den Nerven der sympathischen Geflechte neben der Aorta abdominalis und im Gekröse des Dünndarms vor. Sie sind daher wahrscheinlich nicht wirkliche Tastorgane wie die Endkolben und Tastkörperchen, sondern vermitteln vielleicht eher die Gemeingefühlsempfindungen. Ein jedes Pacini'sche Körperchen besteht aus einer grossen Zahl concentrischer Schichten aus Bindesubstanz. Diese setzen sich in den Stiel des Körperchens fort, in welchem letzteren eine Nervenfaser eingeschlossen liegt. Im Innern findet sich ein centraler, von einer hellen Flüssigkeit erfüllter Raum. Sobald die Nervenfaser aus dem Stiel in diesen centralen Raum eingetreten ist, wird sie blasser und schmäler und endigt im obern Theil desselben häufig zwei- oder dreigespalten mit einer knopfförmigen Anschwellung.

Von den drei hier aufgezählten Endorganen der Nerven in der Haut sind die letztgenannten, die Pacini'schen Körperchen, am längsten bekannt. Sie wurden schon im vorigen Jahrhundert von Vater gesehen und in diesem von Pacini, Henle, Kölliker u. A. genauer beschrieben Die Tastkörperchen wurden 1852 von Meissner und R. Wagner entdeckt und als die eigentlichen Tastorgane gedeutet. Einige Jahre später wurden dann durch W. Krause die einfachen Endkolben aufgefunden, die in ihrer Structur eine Art Mittelglied zwischen den Pacini'schen Körperchen und den Tastkörperchen darstellen *).

Die sämmtlichen Empfindungen, die in unserer Haut durch äussere Eindrücke entstehen, bezeichnen wir als Tastempfindungen, und die Haut selbst wird daher auch das Organ des Tastsinns genannt. Die Tastempfindungen sind theils Druckempfindungen theils Temperaturempfindungen. Man scheidet daher den Tastsinn in einen Drucksinn und in einen Temperatursinn, denen sich als dritter noch der Ortssinn, die Fähigkeit alle auf die Haut geschehenden Eindrücke zu Ortsvorstellungen zu verarbeiten, hinzugesellt.

Wir folgen in der Unterscheidung des Tastsinns in einen Druck-, Temperatur- und Ortssinn dem Vorbilde E. H. Weber's, da diese Unterscheidung die übersichtliche Darstellung der Thatsachen erleichtert. Es wäre jedoch irrig, wenn man Druck-, Temperatur- und Ortssinn sich ähnlich gegenüberstellen wollte wie etwa Gesichts- und Gehörssinn. Schon der Druck- und Temperatursinn sind eher als verschiedene Empfindungsqualitäten eines und desselben Sinnes aufzufassen.

*) Kölliker und Henle, über die Pacini'schen Körperchen, Zürich 1844. Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut, Leipzig 1853. W. Krause, die terminalen Körperchen der einfach sensibeln Nerven, Hannover 1860, Derselbe, anatomische Untersuchungen, Hannover 1861.

Der Ortssinn vollends besteht nur in der Verarbeitung der Druck- und Temperaturempfindungen zu räumlichen Vorstellungen, er ist diesen Empfindungen gegenüber ebenso wenig ein besonderer Sinn wie die räumliche Gesichtsvorstellung gegenüber den Licht- und Farbenempfindungen.

1) Der Drucksinn, die Fähigkeit unserer Haut, einen äussern Druck zu empfinden und Grade desselben zu unterscheiden, folgt dem psychophysischen Gesetze (§. 175, 1). Innerhalb der Grenzen des letztern unterscheiden wir Gewichte, die sich ungefähr wie 30 : 20 zu einander verhalten. An den verschiedenen Hautstellen ist die Empfindlichkeit für Druckunterschiede nahezu gleich gross. Die sehr nervenreichen Theile, wie die Fingerspitzen, die Lippen, die Zunge, übertreffen nur um weniges die nervenärmeren Theile, wie Rücken, Brust, Arme u. s. w.

Den Drucksinn verschiedener Hautstellen verglich Weber, theils indem er die verschiedene Empfindlichkeit derselben für Druckunterschiede prüfte, theils indem er gleichzeitig auf die verschiedenen Theile dasselbe Gewicht legte. Es schien dann das Gewicht auf der unempfindlicheren Stelle das leichtere zu sein; damit z. B. ein Gewicht auf der Haut des Vorderarms einem solchen auf der Haut der Finger gleich erscheine, musste es sich zu diesem wie 7 : 6 verhalten. Die Reizschwelle, der kleinste Druck, welchen unsere Haut noch eben zu empfinden vermag, ist nach den Beobachtungen von Aubert und Kammler sehr verschieden je nach der Hautstelle. Derselbe betrug z. B. nur 0,002 Grm. an Stirn, Schläfe, Vorderarm, Handrücken, 0,04—0,05 Grm. an Kinn, Bauch und Nase. Die individuellen Schwankungen sind sehr bedeutend *).

2) Die Temperaturempfindungen der Haut sind theils Wärme- theils Kälteempfindungen. Beide entstehen, sobald die Temperatur der Umgebung oder eines berührenden Körpers entweder höher oder niedriger ist als die Eigenwärme der Haut. Bei der Mitteltemperatur der Haut, die ungefähr bei 18,4° C. liegt, können schon Temperaturschwankungen von $^1/_6 - ^1/_8{}^0$ wahrgenommen werden. An den verschiedenen Hautstellen verhält sich diese Empfindlichkeit ziemlich gleich. Entfernt sich die Temperatur von dem angegebenen Punkte, so muss die Temperaturschwankung immer bedeutender werden, um einen Unterschied der Empfindung zu veranlassen. Auch hier folgt die Abhängigkeit der Empfindung vom Reiz dem psycho-physischen Gesetze.

Zur Untersuchung der Empfindlichkeit der Haut gegen Wärmeschwankungen benützt man Wasser von verschiedenen Temperaturen, das in neben einander gestellte mit empfindlichen Thermometern versehene Gefässe gebracht wird. Man regulirt dann so lange die Temperaturen, bis ein eingetauchter Finger einen eben merklichen Unterschied derselben wahrnimmt. Auf einige interessante Erscheinungen bei diesen Temperaturversuchen hat Weber aufmerksam gemacht. Unser Wärmesinn zeigt uns nicht die Temperatur der Haut sondern vielmehr den Act des Steigens und Fallens derselben an. Wir empfinden z. B. nicht, ob unsere

*) E. H. Weber, Wagner's Handwörterb. der Physiologie Bd. 3, 2. Fechner, Elemente der Psychophysik, Bd I.

Stirne oder unsere Hand wärmer ist, bis wir die Hand an die Stirn legen, wo wir deutlich den Unterschied wahrnehmen. Unser Urtheil über die Grösse der Temperaturschwankung ist ferner abhängig von der Grösse der Hautstelle, die von dem Wärmereiz getroffen wird. Wenn man auf der einen Seite die ganze Hand, auf der andern bloss einen Finger in warmes oder kaltes Wasser eintaucht, so ist auf der ersteren Seite die Temperaturempfindung intensiver. Leicht verständlich ist es endlich, dass bei Körpern, die besser die Wärme leiten, die Temperaturdifferenz von der Haut stets grösser zu sein scheint. So erscheint ein Stück Metall wärmer als ein Stück Holz, Wasser wärmer als Oel, wenn beide auf den gleichen Temperaturgrad erwärmt sind. Zwischen dem Drucksinn und Temperatursinn scheint ein gewisser Zusammenhang zu existiren. Kalte Körper scheinen uns, wie Weber gefunden hat, schwerer zu sein als warme von gleichem Gewicht. Schwache Tastreize und schwache Temperaturreize können nach Fick und Wunderli leicht mit einander verwechselt werden *).

3) Unter dem Ortssinn versteht man die Fähigkeit, die Druck- oder Temperatureindrücke auf die Hautstelle zurück zu beziehen, auf welche sie einwirken. Die Feinheit des Ortssinns bemisst man nach der Vollkommenheit, mit welcher die Eindrücke localisirt werden. Es gibt daher zwei Methoden, um dieselbe zu prüfen. Die erste besteht darin, dass man untersucht, wie gross der Irrthum ist, der bei der Localisation der Eindrücke entstehen kann. Je bestimmter die von einem Eindruck getroffene Hautstelle erkannt wird, um so feiner ist natürlich der Ortssinn derselben. Die zweite Methode besteht darin, dass man zwei Eindrücke in einiger Entfernung von einander auf die betreffende Hautstelle einwirken lässt. Je geringer die Distanz ist, die man hierbei den Eindrücken geben darf, damit sie noch gesondert aufgefasst werden, um so grösser ist die Feinheit des Ortssinns. Diese letztere Methode, welche die schärfsten Resultate liefert, gründet sich darauf, dass zwei Eindrücke, sobald sie innerhalb eines Hautbezirks geschehen, in welchem die Localisation unbestimmt bleibt, nicht von einander geschieden werden können. Der Versuch zeigt nun, dass die so gemessene Feinheit des Ortssinns an den verschiedenen Stellen unserer Hautoberfläche ausserordentlich differirt. Die Zungenspitze unterscheidet noch zwei Eindrücke, wenn die Distanz derselben nicht mehr als $^1/_2'''$ beträgt, an den Fingerspitzen ist $1'''$, am rothen Lippenrand $2'''$ die Grenze der gesonderten Wahrnehmung, am Handrücken, am Halse steigt die Distanz auf $14 - 15'''$, auf der Haut des Rückens, des Oberarms und Oberschenkels sogar auf $30'''$.

Die Feinheit des Ortssinns ist bei einem und demselben Individuum nach Aufmerksamkeit und Uebung ziemlich veränderlich. Der Einfluss der Uebung macht sich sehr rasch geltend, indem bei öfterer Wiederholung der Versuche die kleinste wahrnehmbare Distanz sich beträchtlich verringert; die Uebung zeigt nach Volkmann anfangs einen lang-

*) Fick und Wunderli, Moleschott's Untersuchungen, Bd. 7.

samen, dann einen raschen und zuletzt wieder einen immer langsamer werdenden Fortschritt, bis endlich eine Grenze erreicht ist, über die hinaus der Ortssinn nicht mehr weiter vervollkommnet werden kann. Dabei ist jedoch die Verfeinerung des Ortssinns auf die geübte und auf die zu ihr symmetrische Hautstelle der andern Körperseite beschränkt. Von dem Einfluss der Uebung hängt es ferner ohne Zweifel ab, dass der Ortssinn der Blinden, wie Czermak gefunden hat, immer einen hohen Grad von Feinheit erreicht. Ermüdung des Tastorgans durch oft wiederholte Eindrücke verringert die Fähigkeit der räumlichen Unterscheidung; denselben Einfluss hat eine beträchtliche Temperaturerniedrigung (Goltz). Sehr beträchtliche Störungen der Localisation findet man endlich in paralytischen Zuständen (Wundt).

Um die Localisation der Tasteindrücke und ihre Abhängigkeit von der getroffenen Hautstelle, von der Aufmerksamkeit, Uebung u. s. w. zu erklären, kann man annehmen, dass jede Hautstelle eine locale Färbung der Empfindung besitzt, durch welche der Tasteindruck sich örtlich unterscheidet, und welche daher als Localzeichen benützt wird. Wir müssen annehmen, dass die locale Färbung der Empfindung von Punkt zu Punkt stufenweise sich verändert, und dass diese Abstufung an den verschiedenen Hautstellen je nach der Feinheit ihres Ortssinns mit verschiedener Geschwindigkeit geschieht. So lange die Abstufung der localen Färbung für unser Bewusstsein nicht merklich ist, fliessen uns alle getrennten Eindrücke in einen zusammen. Der Einfluss der Aufmerksamkeit und Uebung erklärt sich daraus, dass wir durch beide Momente Differenzen der Empfindung, die uns sonst entgehen, unterscheiden lernen. In entgegengesetzter Richtung wirken Ermüdung, Kälte u. dergl. Einen Hautbezirk, innerhalb dessen die locale Empfindungsbeschaffenheit so wenig sich verändert, dass die Eindrücke verschmelzen, nennt man einen Empfindungskreis. Der Durchmesser eines Empfindungskreises beträgt also an der Zungenspitze $^1/_2'''$, an der Fingerspitze $1'''$, am Oberschenkel und Rücken $30'''$, wobei jedoch im Auge zu behalten ist, dass diese Grössen durch die angegebenen Momente veränderlich sind.

E. H. Weber hat zuerst beobachtet, dass zwei Eindrücke, die nicht eine gewisse, an den verschiedenen Hautstellen wechselnde Grenze der Entfernung überschreiten, in eine räumliche Empfindung zusammenfliessen, und er hat diese Thatsache sogleich zur Bestimmung der Feinheit des Ortssinns benützt. Da sich der Ortssinn vor dem Druck- und Temperatursinn durch seine grosse Verschiedenheit an den einzelnen Stellen der Haut auszeichnet, so nahm Weber an, dass die Feinheit des Ortssinns von dem Reichthum an primitiven Nervenfasern, die Feinheit des Druckssinns dagegen von der Menge der Verzweigungen herrührt, welche die primitiven Nervenfasern innerhalb der Haut erfahren. Weber setzte ferner voraus, dass sich zu jedem Empfindungskreis eine Primitivfaser begebe, dass also die Eindrücke so lange räumlich zusammenfliessen, als sie in das Gebiet einer einzigen Nervenfaser fallen. Später modificirte er diese Annahme da-

hin, dass immer eine grössere Anzahl von Empfindungskreisen zwischen den Eindrücken gelegen sein müsse, wenn dieselben unterschieden werden sollten. Hieraus konnte auch der Einfluss der Uebung erklärt werden, indem man voraussetzte, dass bei ihr die Zahl der Empfindungskreise, die zwischen den Eindrücken liegen müsse, um dieselben zu scheiden, immer mehr abnehme. Dieser nativistischen Hypothese gegenüber, welche die ganze Localisirung der Eindrücke aus der Lagerung der Nervenfasern zu erklären strebte, wurde durch Lotze eine psychologische Theorie angebahnt. Er stellte den Begriff des Localzeichens auf, als eines den Eindruck begleitenden Vorgangs, durch welchen die getroffene Stelle gleichsam dem Bewusstsein signalisirt werde. Meissner, Czermak u. A. haben versucht, diesem zunächst ohne weitere Bestimmung hingestellten Begriff des Localzeichens speciell für die Haut eine physiologische Deutung zu geben. Ich habe dagegen darauf hingewiesen, dass es zur Ableitung aller Erscheinungen genügt, wenn man das Localzeichen als eine locale Färbung der Tastempfindung auffasst, die von Punkt zu Punkt sich abstufe, und dass man dann von allen anatomisch oft noch wenig begründeten Annahmen über Beschaffenheit und Lagerung der Endorgane in der Haut u. s. w. vollkommen absehen kann. Das Localzeichen für sich genügt jedoch nur so lange zur Erklärung der räumlichen Localisation der Tasteindrücke, als man die Mithülfe des Gesichtssinns voraussetzt. Hier wird das Localzeichen eine Phantasievorstellung der getroffenen Hautstelle erzeugen, welche aus vorangegangenen unmittelbaren Gesichtsanschauungen stammt. Wo aber diese Controle durch den Gesichtssinn gänzlich fehlt, beim Blindgeborenen, da müssen wir jedenfalls annehmen, dass die Localisation der Tasteindrücke durch die gleichzeitig stattfindenden, von Empfindungen begleiteten Tastbewegungen geschieht, ähnlich der Localisation der Netzhauteindrücke (vgl. §. 194). Inwieweit auch beim Sehenden, namentlich im Anfang des Lebens, die Bewegungen zur Localisation der Tasteindrücke beitragen, ist noch näher zu untersuchen *).

§. 177. Die Bewegungs- oder Innervationsempfindungen.

Die Bewegungen der willkürlichen Muskeln sind von Empfindungen begleitet, aus welchen wir theils die Kraft theils den Umfang der ausgeführten Beweguugen ermessen können. In beiden Beziehungen folgen diese Empfindungen dem psychophysischen Gesetze. Indem wir Gewichte heben, können wir dieselben ihrer Grösse nach von einander unterscheiden, wenn sie ungefähr um $^1/_{17}$ ihres Betrags differiren (Weber). Um die gleiche relative Grösse muss der Umfang zweier Bewegungen eines Muskels verschieden sein, wenn derselbe bei gleicher Anfangsbelastung soll unterschieden werden (Wundt). Der Sitz der Bewegungsempfind-

*) E. H. Weber, a. a. O. Lotze, medicinische Psychologie. Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut, und Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 7. Czermak, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 15 u. 17, Volkmann, Leipziger Sitzungsberichte, 1858, 1. Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung, 1. Abhdlg.

ungen sind höchst wahrscheinlich nicht die Muskeln selbst, sondern die motorischen Nervenzellen, da wir nicht nur von einer wirklich stattfindenden, sondern auch von einer bloss intendirten Bewegung eine Empfindung haben; es scheint hiernach, dass unmittelbar mit der motorischen Innervation die Bewegungsempfindung verknüpft ist, daher wir dieselbe auch als Innervationsempfindung bezeichnen. Kraft und Umfang der Bewegung werden wahrscheinlich nur an äusseren Momenten, Druck und Faltenbildung der Haut u. s. f., von einander unterschieden werden; es scheint dies daraus hervorzugehen, dass jene Unterscheidung nicht vollkommen sicher ist, indem wir eine solche Bewegung, zu der eine grössere Kraftanstrengung erforderlich ist, häufig für eine Bewegung von grösserem Umfang halten.

Die Existenz der Bewegungsempfindungen ist von manchen Physiologen ganz geleugnet worden. Dieselben nahmen an, dass wir nur durch die Hautempfindungen das sichere Mass unserer Bewegungen empfangen. Ein Beweis hiergegen liegt aber in der von E. H. Weber festgestellten Thatsache, dass die Empfindlichkeit für das Heben von Gewichten weit feiner ist als diejenige für den Druck von Gewichten. Aus den zahlreichen sonstigen Erscheinungen, welche sich auf andere Weise als durch Bewegungsempfindungen kaum erklären lassen, heben wir hervor das genaue Mass der Convergenz und Divergenz der Augen und die eigenthümlichen Sehstörungen bei theilweiser Lähmung eines Augenmuskels (vgl. §. 194).

§. 178. Das Gemeingefühl.

Unter dem Gemeingefühl versteht man jene Summe von Sensationen, welche wir nicht auf äussere Objecte und Vorgänge sondern auf den Zustand und die Veränderungen unseres eigenen Leibes zurückbeziehen. Das Gemeingefühl resultirt daher aus einer Menge von Einzelgefühlen. Die letzteren können in den verschiedensten mit sensibeln Nerven versehenen Theilen ihren Sitz haben, sowohl in den eigentlichen Sinnesorganen wie in andern Organen unseres Körpers. Die Sensationen der Sinnesorgane tragen namentlich dann zum Gemeingefühl bei, wenn sie sehr heftig sind, so dass der objective Vorgang, auf den sie bezogen werden können, vor dem Leiden des Organs selber zurücktritt. Die Sensationen in den übrigen mit sensibeln Nerven versehenen Theilen, wie in den Schleimhäuten, serösen Häuten, Knochen u. s. w., können wir als specifische Organempfindungen oder Organgefühle bezeichnen. Sie erregen gewöhnlich nur dann unsere Aufmerksamkeit, wenn sie zum Schmerze sich steigern, und haben dann die Bedeutung pathologischer Symptome. In dem Schmerz aber verwischen sich, um so mehr je intensiver er ist, die eigenthümlichen Verschiedenheiten jener Gefühle. Grösstentheils hierin liegt der Grund, dass dieselben nur mangelhaft von einander getrennt und nur sehr unbestimmt localisirt werden. Einen wesentlichen Theil des Gemeingefühls bilden die im vorigen §. erörterten Innervationsempfindungen, die zwischen den Empfindungen der

objectiven Sinne und den rein subjectiven Organgefühlen insofern in der Mitte stehen, als sie zwar auf Veränderungen des eigenen Leibes bezogen werden, aber zugleich bei der Ausbildung unserer Vorstellungen von den Aussendingen wesentlich betheiligt sind.

Die Lehre vom Gemeingefühl gehört zu den dunkelsten Partieen in der Physiologie der Sinne. Joh. Müller leugnete die Existenz eines Gemeingefühls, indem er die Empfindungen, die man unter dasselbe geordnet hatte, dem allgemeinen Gefühlssinn oder Tastsinn beizählte, der nach ihm nicht bloss in der Haut sondern auch in den Muskeln und in den andern innern Organen seinen Sitz haben sollte. Diese Ansicht wurde mit triftigen Gründen von E. H. Weber widerlegt, welcher einige der Einzelgefühle, die das Gemeingefühl zusammensetzen, zuerst schärfer von einander trennte; Gemeingefühl nannte er dann einfach das Bewusstsein von dem Zustand unserer sämmtlichen Empfindungsnerven. Dass übrigens das Gemeingefühl nicht, wie man mit Weber allgemein annahm, einfach als die Summe der Einzelgefühle betrachtet werden kann, sondern dass es aus den letzteren durch einen bestimmten psychologischen Process hervorgegangen sein müsse, habe ich in meinen Beiträgen erörtert *). Diejenigen für das Gemeingefühl bedeutungsvollen Einzelgefühle, die für bestimmte Functionen eine Wichtigkeit haben, wie das Hunger- und Durstgefühl, sind gehörigen Orts schon betrachtet worden.

2. Der Gesichtssinn.

§. 179. Bau des Auges.

Das Auge ist ein nahehin kugelförmiges Organ mit hinter einander gelegenen durchsichtigen Theilen, die von mehreren Häuten, deren vorderste gleichfalls durchsichtig ist, umschlossen sind. Die Form des Auges weicht von derjenigen einer Kugel merklich ab, indem die hintere Seite abgeplattet und der Aequator oben, unten, rechts und links durch die hier verlaufenden geraden Augenmuskeln etwas eingedrückt ist. Als Axe des Auges bezeichnet man eine durch den Mittelpunkt des ganzen Auges und den Mittelpunkt der durchsichtigen Augenhaut gezogene Linie. Die Grösse dieser Linie schwankt am menschlichen Auge nach den Messungen Krause's zwischen 23,7 und 24,8 Millim.

Die im Innern des Auges sich befindenden durchsichtigen Theile sind: 1) die in der vordern Augenkammer angesammelte wässerige Feuchtigkeit (Fig 85, B); 2) die Krystalllinse (L) ein farbloser, biconvexer Körper, dessen Vorderfläche etwas weniger gewölbt ist als die hintere, und der von einer glashellen, structurlosen Membran, der Linsenkapsel, umschlossen wird; die Substanz der Linse selbst besteht

*) Weber, Handwörterb. der Phys., Bd. 3, 2. Wundt, Beiträge, 6. Abhandlung.

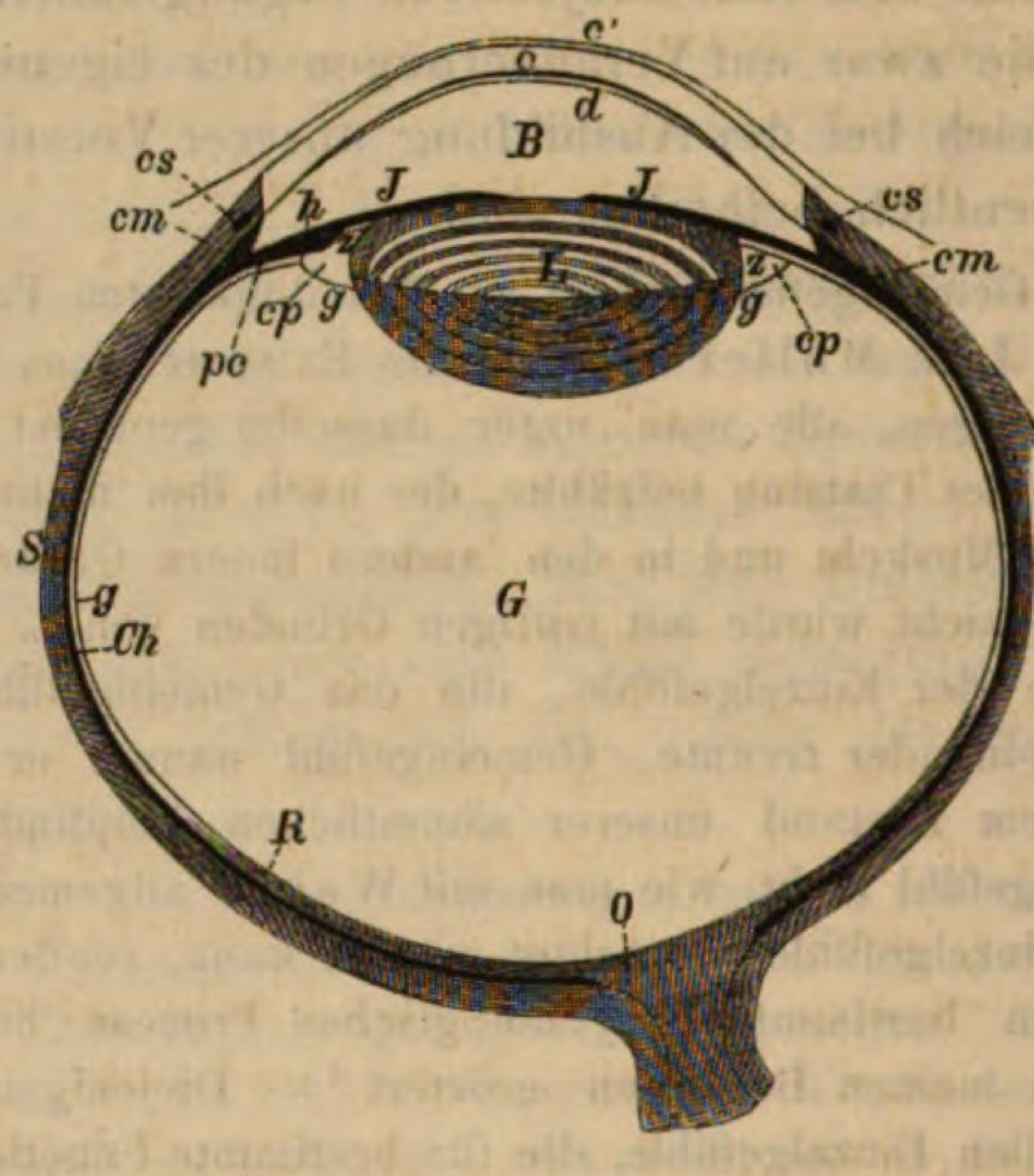


Fig. 85.

aus Fasern (§. 18), sie ist von gallertartiger Consistenz, an der Peripherie weicher, gegen den Kern hin fester, und hat die Eigenschaft, das Licht stark und doppelt zu brechen; 3) der Glaskörper (G), eine weiche, fast flüssige Masse, die von einer structurlosen Membran, der Glashaut (g), umhüllt ist, letztere ist mit ihrer vordern Fläche an die hintere Wand der Linsenkapsel befestigt.

Wässerige Feuchtigkeit, Linse und Glaskörper sind von drei in einander geschachtelten Systemen von Häuten eingeschlossen: 1) von der äusseren festen Kapsel des Augapfels, der Sehnenhaut (Sclerotica) und der durchsichtigen Augenhaut (Cornea) (S und C Fig 85), 2) von der Uvea oder Gefässhaut, die aus der die Innenfläche der Sclerotica überziehenden Aderhaut oder Chorioidea (Ch) mit dem Ciliarkörper (h) und der vorn als bewegliche Blendung die Pupille umgebenden Regenbogenhaut, Iris (J) besteht, 3) von der Netzhaut oder Retina (R), die den Glaskörper einschliesst, und die vorn vermittelst der Zonula Zinnii (z) an die Linse sich ansetzt.

Die Sclerotica ist eine weisse, aus Sehnengewebe bestehende derbe Membran, welche den Augapfel an seinem grössten Theil umgibt und hauptsächlich die Form desselben bestimmt. In sie ist vorn die Cornea eingefügt, eine ebenfalls feste, aber vollkommen durchsichtige Membran, die von vorn nach hinten aus folgenden Schichten zusammengesetzt ist: aus einem Pflasterepithelium, das auf sie von der Bindehaut der Augenlider aus sich fortsetzt (c'), aus der eigentlichen Substanz der Hornhaut, die dem Knorpel verwandt ist und aus Zellen mit einer homogenen, aber leicht in Platten oder Fasern zerfallenden Intercellularsubstanz besteht, und endlich aus der Descemet'schen Haut oder

Wasserhaut (d), einer dünnen, structurlosen Membran, die nach innen, wo sie die vordere Augenkammer begrenzt, mit einer Schichte polygonaler Epithelzellen überkleidet wird. An der Grenze zwischen Hornhaut und Sclerotica liegt der Schlemm'sche Canal (cs), ein venöser Sinus, der durch das Auseinanderweichen der elastischen Fasern der Sclerotica entsteht.

Das System der Uvea besteht aus einem bindegewebigen Stroma, das von zahlreichen Gefässen durchzogen und auf seiner inneren Fläche mit einer Lage von Pigmentzellen bedeckt ist. An zwei Stellen ist die Uvea fest mit der Sclerotica verbunden: an der Eintrittsstelle des Sehnerven (O) und an der inneren Wand des Schlemm'schen Kanals (cs); letztere Befestigung bildet zugleich die Grenze zwischen Aderhaut und Iris. Die Aderhaut ist in ihrem hintern Abschnitt fast bloss aus Gefässen und einem spärlichen Bindegewebe zusammengesetzt, in ihrem vordern Abschnitt legt sich auf ihre äussere Fläche ein aus glatten Fasern bestehender Muskel, der Ciliarmuskel (cm), und unter diesem bildet das Aderhautgewebe regelmässige Falten, die Ciliarfortsätze. Die Fig. 85 zeigt auf der linken Seite den ganzen Querschnitt einer Falte (pc). Der Ciliarmuskel verbindet die Wölbung der Aderhaut mit der innern Wand des Schlemm'schen Kanals und kann daher ebensowohl die Aderhaut anspannen wie die Wand des Schlemm'schen Kanals, den Ansatzpunkt der Iris, nach hinten rücken. Die Ciliarfortsätze trennen sich von dem Ciliarmuskeln und endigen mit frei hervorstehenden Spitzen auf der hintern Seite der Iris. Die Iris besteht gleich der Aderhaut aus einer bindegewebigen, gefässreichen Grundlage, die auf ihrer hinteren Seite mit Pigmentzellen bekleidet ist, welche letzteren häufig noch in das Stroma sich erstrecken und dann eine dunklere Färbung der Regenbogenhaut verursachen. Auf ihrer vordern Seite liegt ein Epithel, die Fortsetzung des Epithels der Wasserhaut. Ausserdem gehen zwei Lagen glatter Muskelfasern in das Gewebe der Iris ein. Die eine, der Schliessmuskel der Pupille, umgibt als ein schmaler Ring den Rand der Pupille. Die andere, der Erweiterer der Pupille, verläuft mit strahligen Fasern von der Wand des Schlemm'schen Kanals entspringend und verliert sich in den Fasern des Ringmuskels. Beide Muskellagen liegen unter dem Bindegewebsstroma, nach hinten nur noch bedeckt von der Pigmentzellenschichte. Die Iris ist schwach nach vorn gewölbt, zuweilen auch vollkommen glatt, und liegt dicht der Linse an.

Die Netzhaut oder Retina ist die flächenförmige Ausbreitung des Sehnerven mit den zugehörigen Endorganen der Nervenfasern. Sie ist eine im frischen Zustand durchsichtige, an todten Augen milchweisse Membran, die nach vorn hin allmälig sich verdünnt und am Anfang der Ciliarfortsätze mit einem gezackten Rande, der sowohl an die Ciliarfortsätze wie an die Glashaut angewachsen ist (ora serrata retinae), endigt. Die folgenden in Fig. 86 halb schematisch dargestellten Schichten setzen

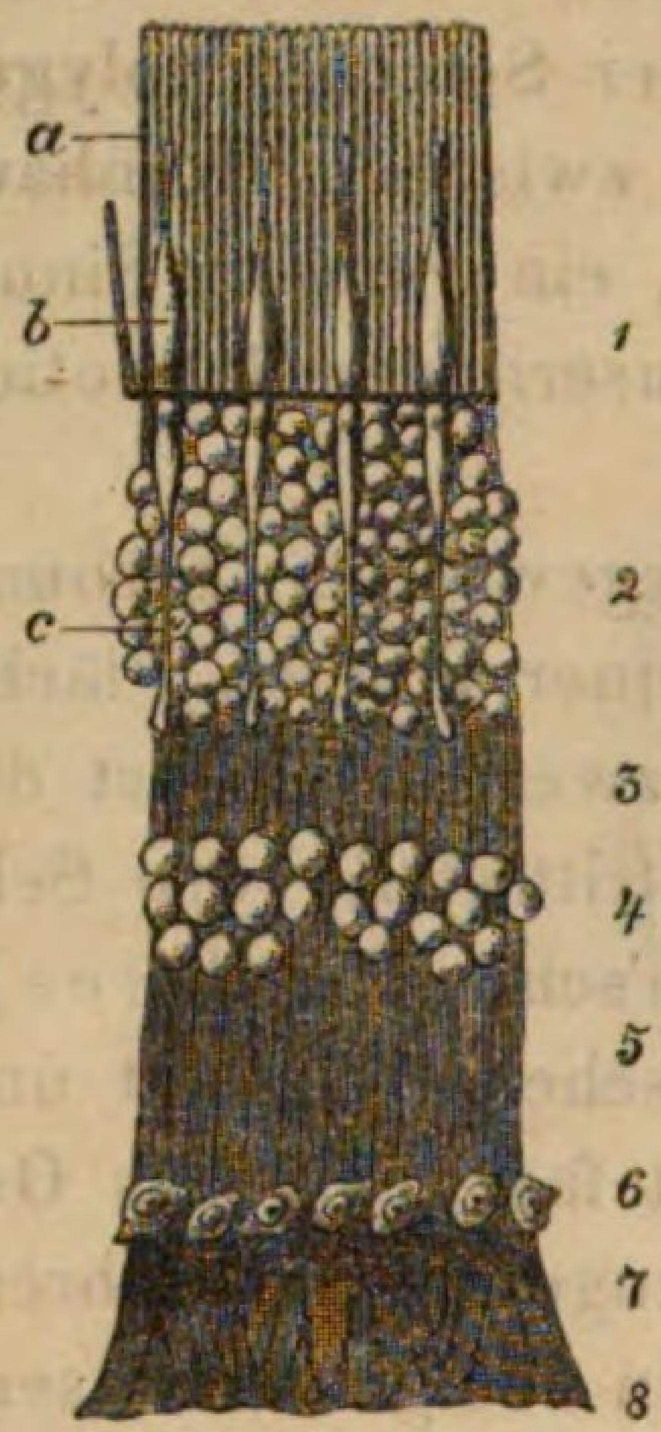


Fig. 86.

von aussen nach innen die Netzhaut zusammen: 1) Die Schichte der Stäbchen und Zapfen (1). Beide sind cylindrische Elemente, die Stäbchen (a) schmäler und länger (0,0018 Mm. breit und 0,063—0,081 lang), die Zapfen (b) dicker und kürzer (ihr grösster Querschnitt beträgt 0,0020—0,0060 Mm.). An einer vom Sehnerveneintritt nach der Schläfe zu gelegenen gelblichen Stelle, dem gelben Fleck (macula lutea), stehen die Zapfen am dichtesten und befinden sich keine Stäbchen; letztere beginnen am Rand des gelben Flecks, ihre Zahl nimmt bis zu einer die macula lutea in geringer Entfernung umkreisenden Linie zu, von da an bis zur ora serrata scheint dann das Mengenverhältniss der beiden Elemente constant zu bleiben. Auf ihrer Innenseite entspringen aus den Stäbchen und Zapfen nervöse Fasern, welche in die folgenden Schichten eintreten, und durch welche jene Elemente schliesslich mit der Ausbreitung des Sehnerven in Verbindung gesetzt werden. Die ganze Schichte der Stäbchen und Zapfen fehlt völlig an der Eintrittsstelle des Sehnerven. Zwischen ihr und den folgenden Ratinaschichten findet sich eine glashelle, von den Fortsetzungen der Stäbchen und Zapfen durchbrochene Mebran (membr. limitans ext.). 2) Die Körnerschichten. Man unterscheidet deren vier, die äussere Körnerschichte (2), die Zwischenkörnerschichte (3), die innere Körnerschichte (4) und die feingranulirte Schichte (5). 3) Die Nervenzellenschichte (6). Sie besteht aus grossen Nervenzellen, welche einerseits die feinen Fasern der Körnerschichten aufnehmen und anderseits mit den Radialfasern des Sehnerven in Verbindung stehen. 4) Die Nervenfaserschichte (7), aus der Ausbreitung des Sehnerven hervorgehend. Ihre Fasern breiten sich radial über die ganze Netzhaut mit Ausnahme des gelben Flecks aus. Grösstentheils in der Nervenfaserschichte, zum Theil auch noch in der Nervenzellenschichte liegen die von der Mitte des Sehnerven an sich baumförmig verästelnden Gefässe der Netzhaut (art. und ven. centralis retinae). 5) Die Grenzmembran (membr. limitans int., 8), eine glashelle Haut, welche die Netzhaut gegen den Glaskörper abgrenzt, und an welcher bindegewebige Stützfasern sich ansetzen, die von der äussern Körnerschichte an zwischen den nervösen Elementen verlaufen. An ihrem vordern gezackten Rande setzt sich die Retina in eine dünne Lage von Zellen fort, welche die hintere Fläche der Ciliarfortsätze überzieht, und welche man, obgleich sie keine der charakteristischen Retinaelemente mehr enthält, als Ciliartheil der Retina bezeichnet. Zwischen sie und die Glashaut schiebt sich noch eine andere Membran ein, die Zonula Zinnii. Diese drei Membranen, Glashaut,

Zonula Zinnii und Membrana limitans, sind an der ora serrata fest mit einander verwachsen. Im weiteren Verlauf sind dann Membrana limitans und Zonula Zinnii dicht an einander und an dem Strahlenkörper befestigt. Am Rand der Linse trennt sich aber die Zonula, um sich hier in einer gewellten Linie mit den Enden ihrer Falten an die Linsenkapsel anzusetzen. Zwischen der vorn an der Linsenkapsel befestigten Zonula und der hinten an derselben angehefteten Glashaut kommt so ein kreisförmiger Kanal zu Stande, der Canalis Petitii (cp Fig. 85).

Nähere Aufschlüsse über die Structur der Stäbchen und Zapfen und ihren Zusammenhang mit den folgenden Schichten der Netzhaut verdanken wir namentlich den wichtigen Untersuchungen Max Schultze's, denen wir in der nachstehenden Schilderung folgen. Die Elemente der Stäbchen- und Zapfenschichte, die in Fig. 87 aus der menschlichen Retina genauer dargestellt sind, zerfallen durch eine deutliche Querlinie in ein regelmässig cylindrisches Aussenglied (c) und in ein Innenglied (b), das hauptsächlich die Stäbchen von den Zapfen unterscheidet. Das Innenglied der Zapfen stellt nämlich einen umfangreicheren birnförmigen Körper dar, während das Innenglied der Stäbchen die cylindrische Form beibehält. Abgesehen von der Form unterscheidet sich das Innenglied beider Elemente durch sein schwächeres Lichtbrechungsvermögen und durch einen feinkörnigen Inhalt von dem homogenen, stark das Licht brechenden und ausserdem doppeltbrechenden Aussengliede. Zuweilen trennt sich in dem Innenglied der Zapfen ein stärker brechender linsenförmiger Körper, der an der Grenze des Aussengliedes gelegen ist, von dem übrigen körnigen Inhalt (l, Fig. 88 B). In den Zapfen der Vogelretina (A) ist dieser Körper häufig roth

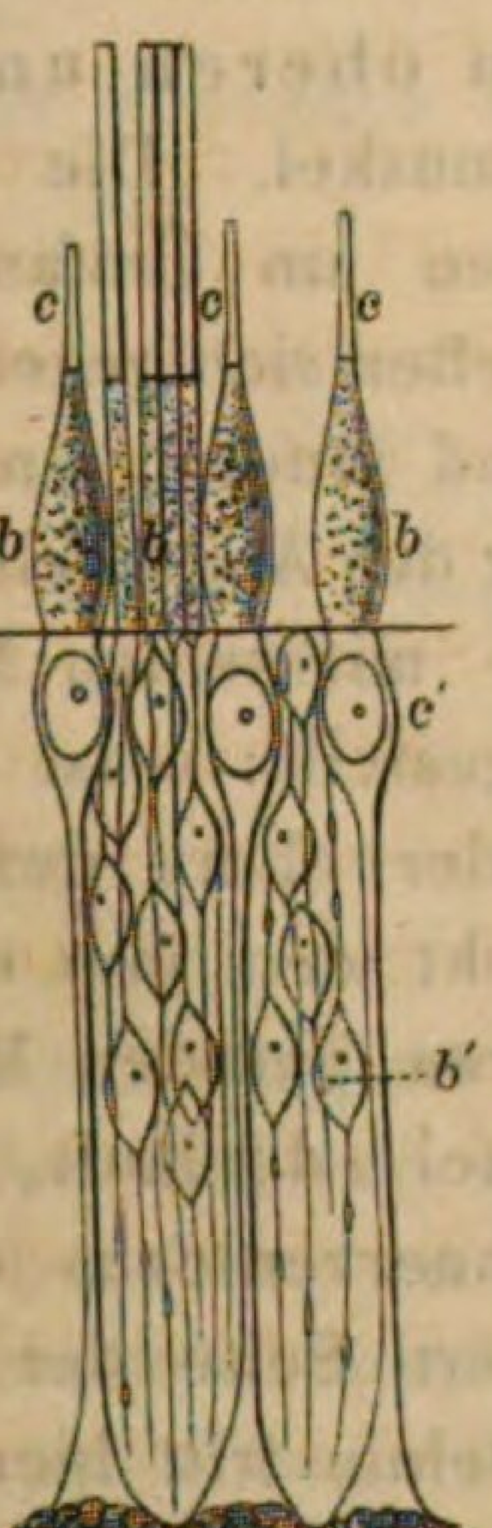


Fig. 87.

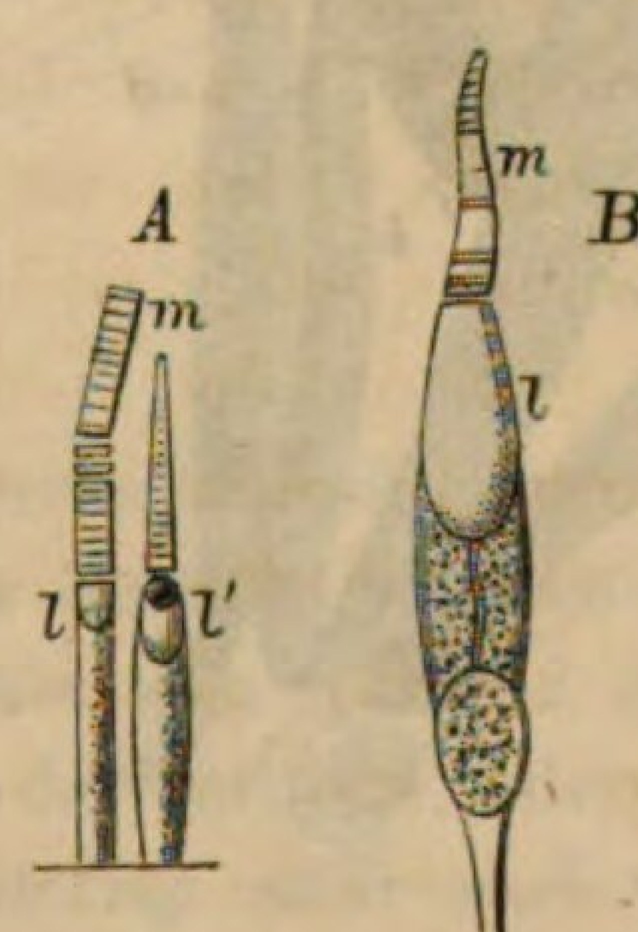


Fig. 88.

oder gelb gefärbt. Ein ähnlicher, minder stark brechender Körper kommt in dem Innenglied der Stäbchen vor (A, l); in den Zapfen sind manchmal beide Formen combinirt, indem eine schwächer brechende Kugel die stärker brechende umfasst (A, l'). Einige Beobachter sahen endlich durch das ganze Innenglied einen

Axenfaden, analog dem Axenfaden der Nervenfaser, verlaufen, wir haben denselben nach Krause's Darstellung (in Fig. B) eingetragen. Das Aussenglied beider Elemente zerfällt insbesondere beim Zusatz von Essigsäure leicht in regelmässige Querplättchen (m): dasselbe scheint somit aus sehr dünnen planparallelen Platten einer stark lichtbrechenden Substanz zu bestehen, zwischen denen noch dünnere Schichten einer schwächer brechenden Substanz sich befinden. Bei manchen Thieren, bei welchen die Aussenglieder der Stäbchen sehr breit sind, zeigen dieselben ausserdem eine Längsstreifung.

Die Elemente der äusseren Körnerschichte bestehen aus den länglichen, unmittelbar an das Innenglied der Zapfen sich anschliessenden Zapfenkörnern (c′ Fig. 87) und aus den rundlichen, mit den Stäbchen durch feine Fasern in Verbindung stehenden Stäbchenkörnern (b′). Von den Zapfenkörnern gehen breitere, von den Stäbchenkörnern feinere nervöse Fasern aus, sie treten in die Zwischenkörnerschichte d ein, indem sie in das Netz feinster Fasern übergehen, aus welchen diese Schichte besteht. Die Fasern der Zwischenkörnerschichte treten dann in radialer Richtung in die innere Körnerschichte (4 Fig. 86) über, deren Elemente sich als Kugeln darstellen, die den Stäbchenkörnern gleichen, und in welche feinste Fasern ein- und austreten. Die austretenden Fasern lösen sich dann endlich in der fein granulirten Schichte (5) in ein unentwirrbares Netzwerk auf *).

Zu den oben aufgezählten Bestandtheilen des Augapfels kommen noch die äussern Muskeln des Auges als Hülfsorgane, die für die Leistungen des Gesichtssinns von fundamentaler Bedeutung sind. Durch sechs Muskeln werden die Bewegungen des Auges bewirkt: durch den äussern und innern geraden, den oberen und unteren geraden und den oberen und unteren schiefen Augenmuskel. Die vier erstgenannten entspringen am Umfang des Sehnervenlochs und heften sich gegenüberliegend an den äussern und innern, an den obern und untern Umfang des Augapfels. In Fig. 89 ist das linke Auge mit seinen Muskeln von oben gesehen dargestellt: a ist der äussere, b der innere, c der obere gerade Muskel, der letztere verdeckt den ihm entsprechend verlaufenden unteren geraden Muskel. Der obere schiefe Muskel (d) läuft, nachdem er vom Rand des Sehnervenlochs entsprungen, an der innern obern Seite der Augenhöhle nach vorn, seine Sehne tritt hier durch eine kleine Schleife und heftet sich dann an der

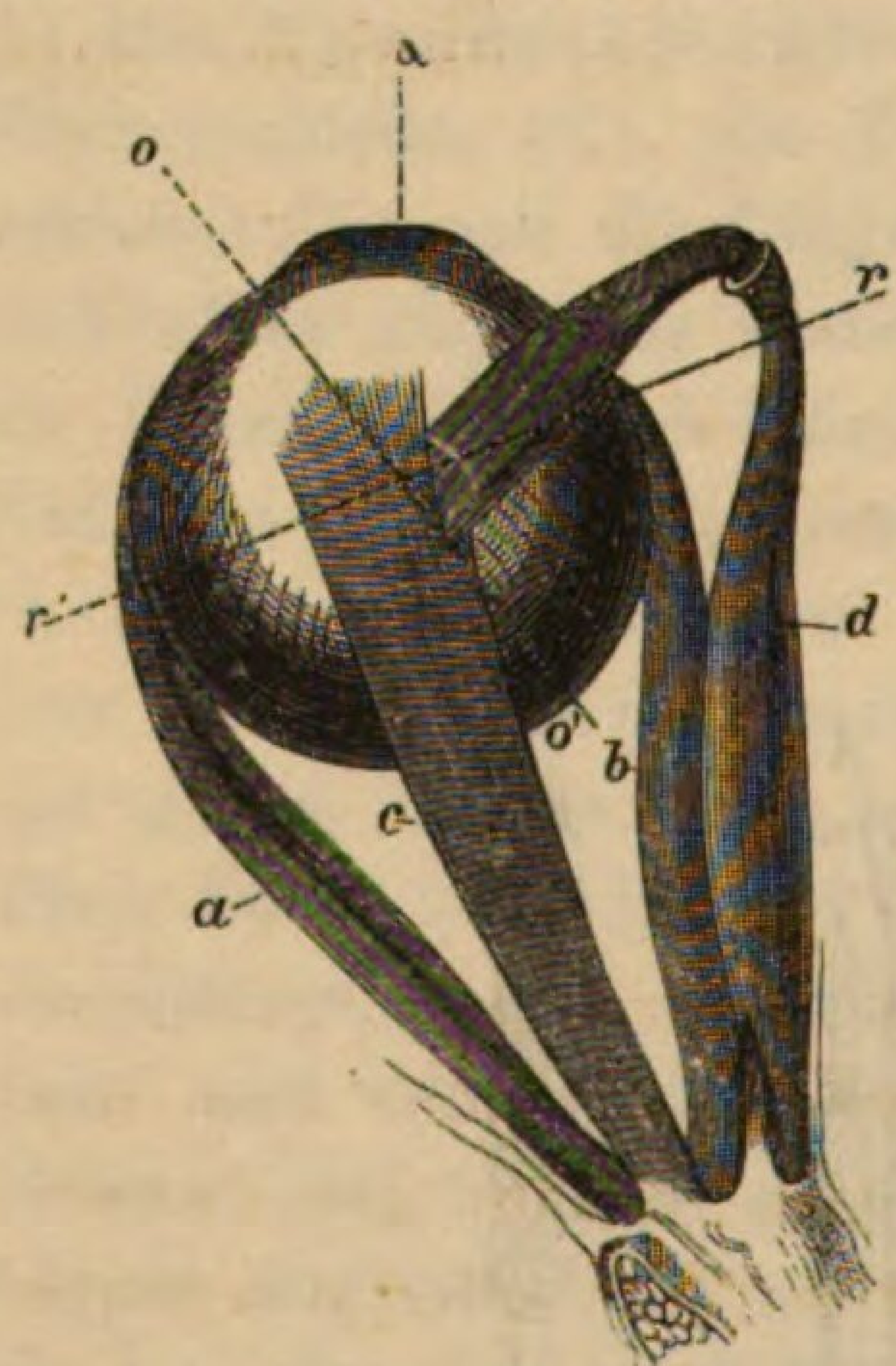


Fig. 89.

*) H. Müller, über die Retina, Leipzig 1856. M. Schultze, Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 2 u. 3. Krause, die membrana fenestrata der Retina, Leipzig 1868.

oberen Seite des Augapfels an. Der untere schiefe Muskel (in der Fig. nicht sichtbar) entspringt vom innern vordern Umfang der Augenhöhle, läuft unter dem Augapfel nach der Schläfenseite herüber und befestigt sich am äussern hintern Umfang der Augenhöhle.

Als Schutzapparate sind die Augenlider mit ihren Wimpern und die Drüsen des Augapfels (Meibom'sche Drüsen, Schleimdrüsen und Thränendrüsen) zu erwähnen. Die Function dieser Schutzapparate erhellt hinreichend aus den anatomischen Verhältnissen, die wir hier als bekannt voraussetzen.

A. Gang der Lichtstrahlen im Auge.

§. 180. Allgemeine optische Eigenschaften des Auges.

Die durchsichtigen Medien des Auges sind von nahehin kugelförmigen Flächen begrenzt, die einem centrirten System angehören, d. h. deren Mittelpunkte ziemlich genau in einer einzigen Axe liegen. Es sind drei convexe Flächen, welche dieses System zusammensetzen, die Hornhautfläche, die vordere und die hintere Linsenfläche. Durch die Oberfläche der Hornhaut wird das dichtere Medium der Hornhautsubstanz und der wässerigen Feuchtigkeit von der Luft getrennt; die Krystalllinse aber stellt eine biconvexe Linse dar, welche vorn und hinten von einem dünneren Medium, der wässerigen Feuchtigkeit und der Glasfeuchtigkeit, umgeben ist.

An einer convexen Oberfläche (Fig. 90), die ein dichteres nach

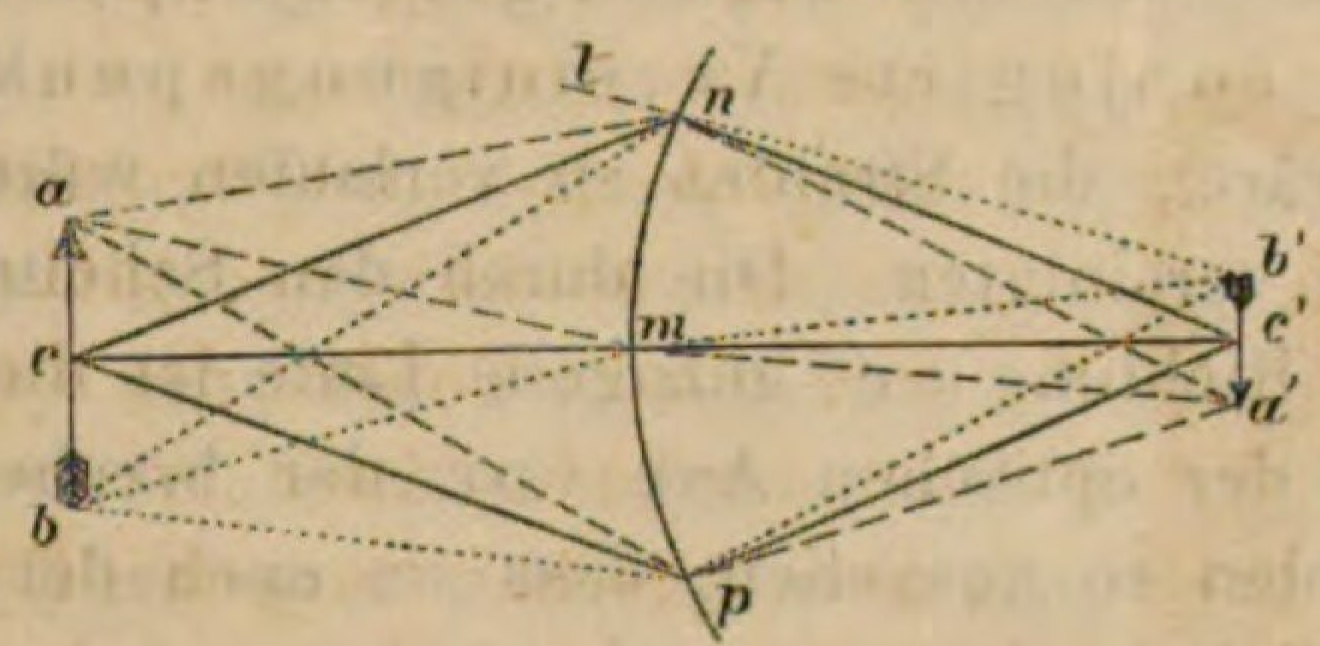


Fig. 90.

rechts liegendes Medium von einem dünneren, nach links gelegenen trennt, werden alle von einem Punkte c vor der Convexfläche ausgehenden Strahlen c n, c p so gebrochen, dass sie sich hinter der Convexfläche im Punkte c' wieder sammeln; nur der mittlere oder Axenstrahl c m geht ungebrochen hindurch, die Ablenkung aller andern Strahlen aber wird bestimmt: 1) durch den Winkel, welchen ein jeder mit einem am Einfallspunkt auf die Tangente der Fläche errichteten Loth, dem Einfallsloth l, bildet; diesen Winkel a n l nennt man den Einfallswinkel, den Winkel, welchen der gebrochene Strahl n a' mit dem Einfallsloth bildet, dagegen den Brechungswinkel; beide Winkel liegen in einer und derselben Ebene, der Einfallsebene; 2) durch das Ver-

hältniss der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Lichts in beiden Medien: man nennt dieses Verhältniss das relative Brechungsvermögen oder Brechungsverhältniss der zwei Medien; dasselbe wird in der Regel durch den Buchstaben n bezeichnet und steht zu dem Einfallswinkel α und dem Brechungswinkel β in der constanten Beziehung, dass $n = \frac{\sin. \alpha}{\sin. \beta}$ ist. Bedeutet ferner n' das Brechungsvermögen des ersten Mediums, n'' dasjenige des zweiten im Verhältniss zum luftleeren Raum so ist $n = \frac{n'}{n''}$. Verfolgt man nach diesen Regeln den Weg der von den verschiedenen Punkten a b c eines Gegenstandes ausgehenden Strahlen a n, a m, b m, b n u. s. w. so findet sich, dass die von je einem Punkt ausgegangenen Strahlen hinter der Fläche wieder in je einem Punkt sich vereinigen; man drückt dies durch die Regel aus: homocentrisches Licht bleibt nach der Brechung homocentrisch. Die Lage der Vereinigungspunkte ist aber eine solche, dass von einem Gegenstande a b ein umgekehrtes und verkleinertes Bild a′ b′ entsteht. Dieses Bild wird ein reelles genannt, weil sich die Lichtstrahlen selbst durchschneiden. Wenn sich die Strahlen bloss in ihren nach rückwärts gezogenen Verlängerungen kreuzen, so nennt man dagegen das Bild ein virtuelles, ein solches entsteht namentlich durch Concavflächen, aber auch eine Convexfläche kann ein virtuelles Bild liefern, wenn die Strahlen so divergent auffallen, dass sie durch die Brechung nicht convergent werden, sondern nur ihre Divergenz vermindern. Die Bildpunkte und ihre zugehörigen Objectpunkte, also a′ und a, b′ und b, heissen conjugirte Vereinigungspunkte, da, wenn a′ der Objectpunkt wäre, die Strahlen so verlaufen würden, dass sie sich in a als Bildpunkt vereinigten. Die durch den Scheitel m der brechenden Fläche in der Richtung c c′ gezogene Linie ist die optische Axe. Denjenigen Punkt der optischen Axe vor der brechenden Fläche, von welchem die Strahlen so ausgehen, dass sie nach der Brechung sämmtlich der Axe parallel werden, nennt man den vordern Brennpunkt; denjenigen Punkt hinter der brechenden Fläche, in welchem jene Strahlen sich durchschneiden, die vor der Brechung der Axe parallel waren, nennt man den hintern Brennpunkt; beide sind conjugirte Vereinigungspunkte. Das Bild eines Gegenstandes, der sich in unendlicher Ferne befindet, fällt somit in den Brennpunkt. Mit der Annäherung des Gegenstandes entfernt sich aber sein Bild von dem Brennpunkt, indem die Strahlen um so weiter hinter dem Brennpunkt zur Vereinigung kommen, je divergenter sie auffallen.

Die Brechung durch eine biconvexe Linse (Fig. 91) setzt sich aus der Brechung an den beiden Linsenflächen zusammen. Da nun bei dem Uebergang aus dem dünneren in das dichtere Medium jeder Strahl dem Einfallsloth l zugebrochen, bei dem Uebergang aus dem dichteren

in das dünnere Medium aber von dem Einfallsloth l' weg gebrochen wird, so ersieht man unmittelbar, dass die Biconvexlinse das Licht weit stärker concentrirt als eine convexe Oberfläche von gleicher Krümmung. Man würde aber die Wirkung der Linse annähernd durch die Wirkung einer einzigen stärker gekrümmten convexen Oberfläche ersetzen können. Die Linse macht daher auch, wie die einzelne Convexfläche, homocentrisches Licht wieder homocentrisch, und sie entwirft verkleinerte und umgekehrte Bilder entfernter Gegenstände. Das Gleiche ist bei jedem centrirten Systeme der Fall, welches, gleich dem Auge, aus Convexlinsen und convexen Oberflächen zusammengesetzt ist.

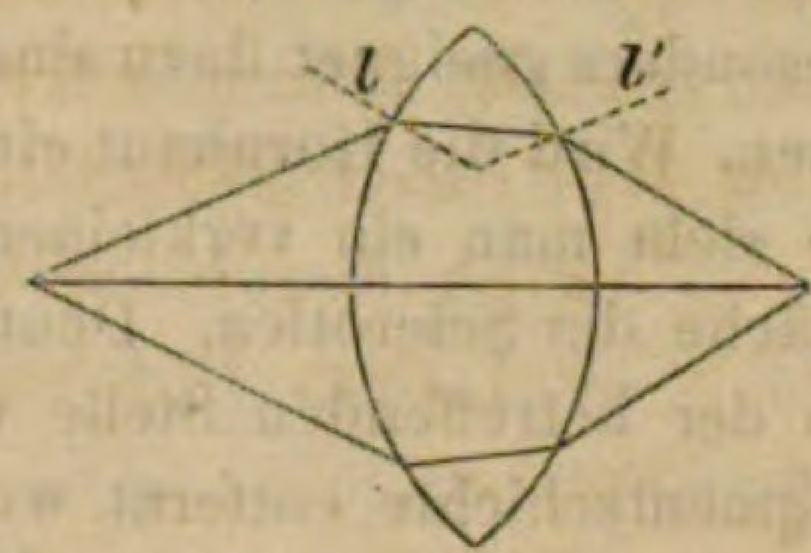


Fig. 90.

Der Brennpunkt des optischen Systems des Auges liegt in der Netzhaut. Auf dieser bilden sich also Gegenstände von sehr grosser Entfernung deutlich ab, während nähere Objecte erst hinter der Netzhaut ihre Bilder entwerfen. Das Auge unterscheidet sich nun aber darin von allen künstlich verfertigten optischen Systemen, dass die Krümmung einzelner seiner brechenden Flächen, nämlich der beiden Linsenflächen, durch einen im Auge gelegenen Muskelmechanismus verstärkt werden kann, so dass auch nähere Objecte deutliche Bilder auf der Netzhaut entwerfen. Diese Eigenschaft ist die Anpassung für Nähe und Ferne oder die Accomodation des Auges. Anderseits hat jedoch das Auge mit den künstlichen optischen Systemen gewisse Unvollkommenheiten gemein, die theils von der Unvollständigkeit der Centrirung und von geringen Unregelmässigkeiten in der Gestalt der brechenden Flächen theils von Trübungen der letzteren theils endlich davon herrühren, dass das Gesetz der Vereinigung aller homocentrischen Strahlen in einem Punkt überhaupt nur für die central, nahe der Axe auffallenden Strahlen gilt, während die Randstrahlen sich nicht mehr vollkommen in einem Punkte vereinigen. Durch Trübungen der brechenden Medien und beschattende Objecte vor der Netzhaut werden die entoptischen Erscheinungen verursacht. Durch unvollständige Vereinigung der Strahlen werden die Phänomene der so genannten sphärischen oder monochromatischen Abweichung hervorgebracht. Endlich zeigt noch das Auge eine Unvollkommenheit der von ihm erzeugten Bilder, die bei vielen optischen Instrumenten in höherem Grade vermieden ist: diese Bilder besitzen zuweilen Farbensäume wegen der ungleichen Brechbarkeit der verschiedenfarbigen Strahlen (chromatische Abweichung). Sowohl die monochromatische wie die chromatische Abweichung wird aber am Auge durch die Iris ermässigt, welche die Randstrahlen abschneidet und durch die Verengerung und Erweiterung der Pupille zugleich dem wechselnden Lichtbedürfniss sich anpasst (Adaptation für Lichtstärken).

Davon dass das Bild entfernter Objecte im Hintergrund des Auges entworfen

wird, kann man sich an den Augen eben getödteter Thiere leicht überzeugen; besonders geeignet dazu sind wegen ihrer Pigmentlosigkeit die Augen weisser Kaninchen. Wird die Hornhaut eines solchen Auges gegen ein entferntes Fenster gerichtet, so sieht man ein verkleinertes und verkehrtes Bild des Fensters auf der hintern Fläche der Sclerotica. Deutlicher noch ist dieses Bild wahrzunehmen, wenn zuvor an der betreffenden Stelle vorsichtig die Sclerotica und die Chorioidea mit ihrer Pigmentschichte entfernt wurde. Bei Individuen mit sehr vorspringenden Augen kann man das Scleroticabildchen sogar am lebenden Menschen beobachten, man lässt das Auge stark nach aussen gegen eine Kerzenflamme drehen und sieht dann das verkehrte Bild der Flamme in der Gegend des inneren Augenwinkels. Werden mehrere Flammen in verschiedenen Entfernungen aufgestellt, so bemerkt man, dass immer nur das Bild einer einzigen deutlich ist, dass aber das Auge die Fähigkeit besitzt, abwechselnd das eine und das andere Bild deutlich zu machen.

Unter den optischen Instrumenten steht dem Auge am nächsten die Camera obscura. Dieses Instrument besteht aus einem innen geschwärzten Kasten, der vorn eine verschiebbare Röhre enthält, in welche eine Linse eingesetzt ist, und der hinten durch eine matte Glastafel abgeschlossen wird. Wendet man nun die Linse gegen ein entferntes Object, so sieht man auf der Glastafel ein umgekehrtes verkleinertes Bild desselben. Nähert man das Object dem Kasten, so wird das Bild verwaschen und undeutlich, es kann aber alsbald wieder deutlich gemacht werden, wenn man die Röhre etwas herauszieht. Statt durch Verlängerung der Entfernung zwischen der brechenden und der auffangenden Fläche könnte nun das Bild des genäherten Objectes auch dadurch deutlich gemacht werden, dass man die brechende Kraft der Linse durch Vergrösserung ihrer Krümmung erhöhte. Dies ist der Fall, der bei der Accomodation des Auges wirklich stattfindet. An der Camera obscura lässt sich sowohl eine sphärische wie eine chromatische Abweichung beobachten. Bringt man vor der Linse eine enge Blendung an, so sind beide Abweichungen ziemlich gering. Lässt man die Blendung weg, so macht sich zunächst die chromatische Abweichung durch die Farbensäume der Bilder geltend. Beleuchtet man aber auch bloss mit einfarbigem Lichte, so zeigen doch noch die Umrisse der Bilder eine gewisse Ungenauigkeit. Diese rührt von der sphärischen Abweichung her. Die chromatische Abweichung kann durch eine passende Verbindung von Linsen, die aus verschiedenem Stoffe bestehen, fast vollständig aufgehoben werden. Man erhält so ein achromatisches Linsensystem. Auch die sphärische Abweichung kann durch passende Zusammenstellung der brechenden Flächen sehr verringert werden: es entsteht dann ein aplanatisches Linsensystem. Das Auge ist aber weder achromatisch noch aplanatisch, es ist in dieser Beziehung ein viel unvollkommeneres Werkzeug als ein mittelmässiges Mikroskop oder Fernrohr.

§. 181. Gestalt und Brechungsvermögen der optischen Medien des Auges.

1) Form der brechenden Flächen. Die Form der Hornhaut nähert sich dem Abschnitt eines Rotationsellipsoids, welches um seine längere Axe gedreht ist. Genauer noch lässt sich die Krümmung der Hornhautoberfläche als eine solche bezeichnen, bei welcher jeder durch einen centralen Scheitel gehende Meridian eine nahehin elliptische Form

darstellt, und wobei zugleich der Krümmungsradius am Scheitel der einzelnen Ellipsen wenig verschieden ist; derselbe beträgt im Mittel ungefähr 7,5 Millim., dagegen zeigt die Excentricität der Ellipsen (die Entfernung der beiden Brennpunkte) bedeutendere Verschiedenheiten.

Die Form der vordern und hintern Fläche der Krystalllinse am lebenden Auge zu bestimmen, ist bis jetzt noch nicht möglich gewesen. Nach den Messungen an herausgenommenen Linsen nähert sich die Krümmung an beiden Flächen, namentlich in der Nähe des Scheitels, sehr der Kugelform Die hintere Linsenfläche ist etwas stärker gekrümmt als die vordere. Knapp fand den Krümmungshalbmesser der vordern Linsenfläche an vier Augen wechselnd zwischen 7, 8 und 9 Millim., den Krümmungshalbmesser der hintern Linsenfläche zwischen 5,3 und 6,9 Millim. Der Abstand des vordern Linsenscheitels vom Hornhautscheitel beträgt 2,9—3,1 Mm., der Abstand des hinteren Linsenscheitels vom Hornhautscheitel 7,1—7,5 Mm. Hiernach beträgt die Dicke der Linse 4—4,6 Mm.

Die Bestimmung der Form der Hornhautoberfläche ist von grosser Wichtigkeit, da an ihr das in das Auge einfallende Licht seine hauptsächlichste Brechung erfährt. Nach den früheren ungenaueren Messungen von Senff und Kohlrausch hat zuerst Helmholtz exacte Methoden zur Bestimmung der Gestalt der Hornhautoberfläche angewandt. Seine Resultate, welche die Elemente für den horizontalen Durchschnitt der Hornhaut dreier weiblicher Individuen zwischen 25 und 30 Jahren geben, sind in untenstehender kleiner Tabelle enthalten.

Bezeichnung des Auges:	O. H.	B. P.	J. H.
Krümmungsradius im Scheitel (r)	7,338	7,646	8,154
Quadrat der Excentricität (e^2)	0,4367	0,2430	0,3037
Halbe grosse Axe (a)	13,027	10,100	11,711
Halbe kleine Axe (b)	9,777	8,788	9,772
Winkel zwischen grosser Axe und Gesichtslinie (α)	4°19′	6°43′	7°35′
Horizontaler Durchmesser des Umfangs	11,64	14,64	12,092
Abstand des Scheitels von der Basis	2,560	2,531	2,511

Knapp hat neuerdings diese Messungen vervollständigt, indem er an mehreren Augen auch die Elemente des verticalen Durchschnitts der Hornhaut und den Krümmungsradius an einigen vom Scheitel abgelegenen Punkten bestimmte. Es zeigte sich hierbei, dass niemals die Krümmung des verticalen Meridians mit derjenigen des horizontalen völlig übereinstimmt. Wir geben beispielsweise die Resultate einer an dem normalsichtigen Auge eines 15jährigen Individuums durchgeführten Messungsreihe. Wir bezeichnen mit r_0 den Krümmungsradius in der Gesichtslinie und mit r_1 und r_2 zwei Krümmungsradien, die um 21°51′ nach rechts und links oder nach oben und unten vom Scheitel entfernt liegen.

	r_0	r_1	r_2	r	e^2	a	b	α
Horizontal:	8,0668	8,2802	8,8148	0,0303	0,2612	10,875	9,3448	6°5′
Vertical:	8,2572	8,6929	8,7856	8,2555	0,2895	11,629	9,7940	1°4′

Mit r_2 ist in dieser Tabelle der grösste der drei bestimmten Radien bezeichnet. Er liegt bei der horizontalen Ellipse immer auf der Nasenseite, bei der verticalen dagegen bald über bald unter dem Scheitel, im letztern Fall weicht auch die Gesichtslinie (§. 182) nach unten vom Scheitel ab.

Die Methode zur Bestimmung des Krümmungshalbmessers der Hornhaut beruht auf der Messung des Verhältnisses der Grösse eines Objectes zur Grösse seines von der Hornhaut reflectirten Spiegelbildes. Wenn nämlich das Spiegelbild verhältnissmässig sehr klein ist, so dass der Theil der Hornhaut, von welchem es entworfen wird, als Theil einer Kugeloberfläche angesehen werden kann, so verhält sich die Grösse des Objects zur Entfernung des Objects vom Auge wie die Grösse des Bildchens zum halben Krümmungsradius. Die Grösse des Objectes und seine Entfernung vom Auge sind leicht zu messen, und es handelt sich also nur um die genaue Messung des Hornhautbildchens, welche letztere namentlich wegen der nicht ganz zu vermeidenden Schwankungen des Kopfes Schwierigkeiten bietet. Zur Beseitigung derselben hat Helmholtz ein eigenes Instrument, das Ophthalmometer, construirt, welches die Messung von geringen Schwankungen des Bildchens völlig unabhängig macht. Dasselbe besteht aus einem Fernrohr, vor welchem sich ein Kasten mit zwei über einander stehenden, vollkommen gleichen planparallelen Glasplatten befindet. Diese Glasplatten sind um genau messbare Winkel drehbar, und zwar so, dass immer beide mit einander, aber in entgegengesetzter Richtung sich drehen; hat man also z. B. der oberen Glasplatte die Stellung a b gegeben, so hat damit die untere von selber die Stellung c d angenommen Betrachtet man nun mit dem Fernrohr durch die Glasplatten das Hornhautbildchen eines leuchtenden Objects, so sieht man dasselbe einfach, wenn die Platten sich in ihrer Anfangsstellung e f befinden, man sieht es aber doppelt, sobald die Platten aus dieser Anfangstellung abgelenkt sind, denn nun wird das Bild p durch die Platte a b nach p_1 und durch die Platte c d nach p_2 gebrochen: man sieht also Doppelbilder, die um die Strecke $p_1 p_2$ von einander entfernt sind. Zu messenden Beobachtungen benützt man die Hornhautreflexe von Lichtflammen, die sich in einer gewissen Distanz von einander befinden, und man stellt die Glasplatten so ein, dass die Doppelbilder dieser Distanz genau sich am innern Rand berühren, so dass also dieselbe durch die Brechung in den Glasplatten des Ophthalmometers gerade verdoppelt wird. Aus dem Winkel, um welchen hierbei die Ophthalmometerplatten gedreht werden mussten, lässt sich, wenn die Dicke h und das Brechungsverhältniss n derselben bekannt ist, die Entfernung E, welche die zwei Lichtflammen im Hornhautbild haben, berechnen. Es ist nämlich $E = 2h \frac{\sin(\alpha-\beta)}{\cos.\beta}$, wobei α den ∠ bezeichnet, welcher durch das Instrument gemessen wurde, und $\sin.\alpha = n \sin.\beta$ ist. Es ist dann, wenn mit D die Distanz der Theilpunkte des Massstabes, mit S die Entfernung des Massstabes vom Auge und mit R der Krümmungshalbmesser bezeichnet wird, nach der früher aufgestellten Proportion $R = \frac{2ES}{D}$; n und h können für jedes Instrument ein für allemal bestimmt werden. Eine eingehendere Beschreibung und Theorie des Ophthalmometers findet man in meiner med. Physik §. 97 und 142.

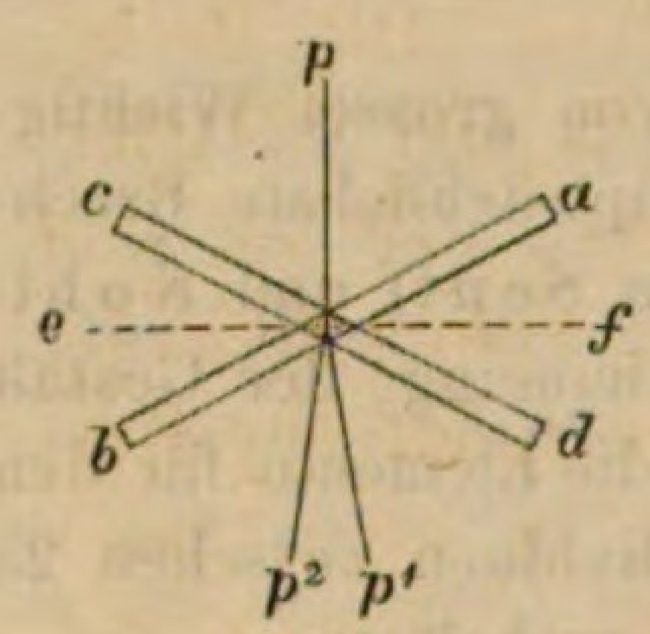


Fig. 91.

Ueber die Gestalt der hintern Hornhautfläche existiren keine genaueren Messungen; jedenfalls ist sie von der vordern nicht erheblich verschieden; ausserdem kann man, wie wir unten sehen werden, das Brechungsverhältniss von Hornhaut und wässeriger Feuchtigkeit als gleich voraussetzen, die Brechung an der hintern Hornhautfläche demnach vernachlässigen.

Die Form der Krystalllinse ist nach C. Krause an der Vorderfläche ein Stück eines abgeplatteten Rotationsellipsoids, an der hintern Fläche ein Rotationsparaboloid. Uebrigens sind Krause's Messungen mit dem Cirkel und an herausgenommenen Krystalllinsen angestellt. Im lebenden Auge würden sich die Formbestimmungen ähnlich wie bei der Hornhaut durch Messung der Spiegelbildchen leuchtender Gegenstände ausführen lassen, wenn nicht die Spiegelbildchen der Linse zu lichtschwach wären. Diese lassen sich dagegen benützen, wenn man sie mit einem Hornhautbildchen von bekannter Grösse vergleicht. Helmholtz liess zwei vertical übereinanderstehende helle Flammen von der Linse, zwei kleinere schwächere Flammen von der Hornhaut spiegeln und stellte die letzteren so, dass ihre Spiegelbilder dicht neben den Linsenspiegelbildern der grossen Flammen erschienen, und dass ihr Abstand dem der letzteren gleich wurde. Es verhalten sich dann die Brennweiten der verglichenen spiegelnden Systeme umgekehrt wie die Abstände der beiden Flammenpaare, und aus der Brennweite kann unmittelbar der Krümmungshalbmesser berechnet werden. Auf diese Weise lässt sich der Krümmungshalbmesser sowohl für die vordere wie für die hintere Linsenfläche bestimmen*).

2) Brechungsvermögen der optischen Medien. Die Brechungsverhältnisse der Hornhaut, der wässerigen Feuchtigkeit und des Glaskörpers sind nicht viel grösser als dasjenige des Wassers, und sie sind alle drei so wenig verschieden, dass sie ohne erheblichen Fehler einander gleichgesetzt werden können. Grösser ist die brechende Kraft der Krystalllinse. Dabei besitzt aber die Linsensubstanz nicht in allen ihren Schichten das gleiche Brechungsverhältniss, sondern dieses nimmt von aussen nach innen zu, der Kern der Linse ist stärker brechend als die Peripherie. Durch diesen Umstand wird die brechende Kraft der Linse bedeutend vergrössert, denn die Brennweite der ganzen Linse wird dadurch kleiner, als wenn selbst ihre ganze Masse den Brechungsindex des Kerns besässe.

Wir stellen die über das Brechungsvermögen der optischen Medien des Auges von Brewster, W. Krause und Helmholtz angestellten Messungen in der folgenden Tabelle zusammen; in derselben ist unter n die für das Brechungsverhältniss des destillirten Wassers gefundene Zahl verzeichnet.

Beobachter.	Hornhaut.	Wässerige Feuchtigkeit.	Glaskörper.	Krystalllinse. Aeussere Schichte.	Mittlere Schichte.	Kern.
Brewster n = 1,3358	—	1,3366	1,3394	1,3767	1,3786	1,3839
Krause n = 1,3342	1,3507	1,3420	1,3485	1,4053	1,4294	1,4541
Helmholtz n = 1,3354	—	1,3365	1,3382	1,4189	—	—

Dass das totale Brechungsvermögen der Linse grösser als das mittlere Brechungsvermögen ihrer einzelnen Schichten und selbst grösser als das Brechungs-

*) Helmholtz, physiologische Optik. Knapp, die Krümmung der Hornhaut, Heidelberg 1860.

vermögen des dichtesten Theils, des Kernes, ist, hat schon Listing ausgesprochen und dann Helmholtz näher erwiesen. Man wird diese auf den ersten Blick auffallende Thatsache verständlich finden, wenn man erwägt, dass in einer homogenen Linse der Lichtstrahl nur an den Begrenzungsflächen von seiner Bahn abgelenkt wird, während dies in einer Linse, deren Brechungsvermögen sich von Schichte zu Schichte verändert, continuirlich geschieht: hier macht daher der Strahl einen gekrümmten Weg durch die Linse (Fig. 92) und bildet an der Be-

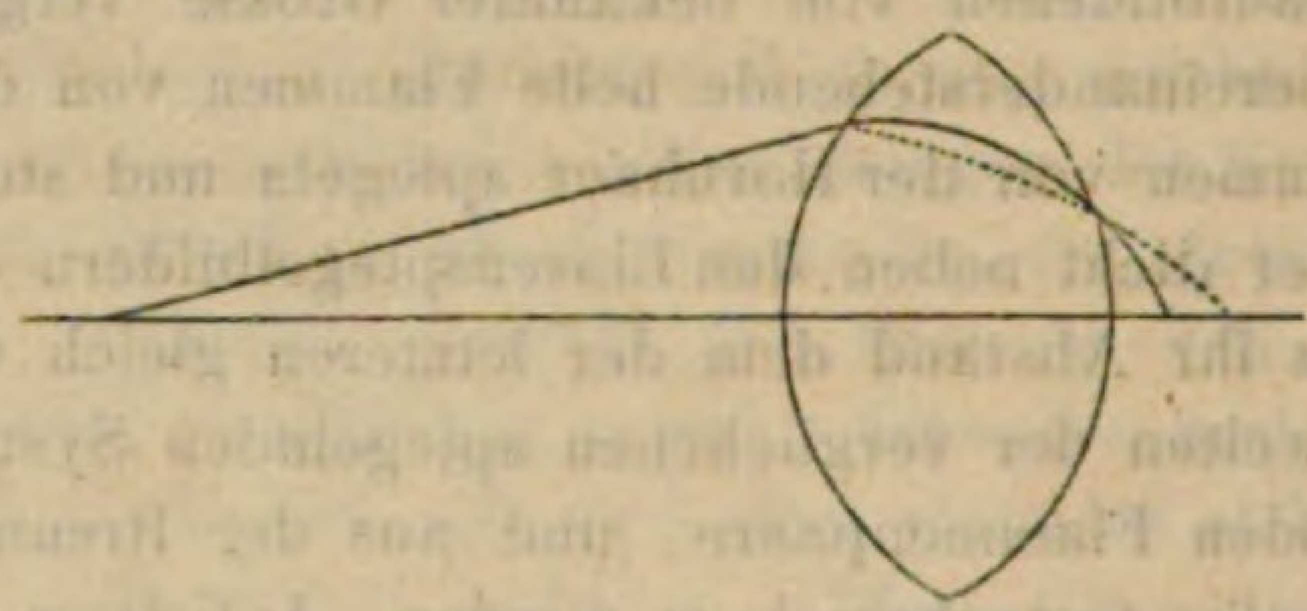


Fig. 92.

grenzungsfläche, an welcher er die Linse wieder verlässt, einen weit grösseren Winkel mit dem Einfallsloth als ein Strahl, welcher (wie der punktirte in Fig. 91) die Linse geradlinig durchlaufen hat, der gekrümmte Strahl wird somit bei seinem Austreten stärker gebrochen als der gerad verlaufende. Helmholtz fand in zwei Fällen das totale Brechungsvermögen der Linse = 1,4519 und 1,4414, die Brennweite (für den Fall dass die Linse von Glasfeuchtigkeit umgeben ist) = 45,144 und 47,435 Mm.*).

§. 182. Lichtbrechung im Auge.

Die Lichtstrahlen, welche von einem entfernten leuchtenden Punkt auf das Auge fallen, werden von der Hornhaut so gebrochen, dass sie, wenn sie ungestört weiter gingen, sich etwa 10 Mm. hinter der Netzhaut in einem Punkt vereinigen würden. Indem sie aber auf die Krystalllinse treffen, werden sie von dieser noch convergenter gemacht, so dass sie auf der Netzhaut zur Vereinigung kommen. Die hauptsächlichste Brechung der Lichtstrahlen geschieht an der Hornhaut und an der vordern und hintern Fläche der Krystalllinse, eine schwächere ausserdem innerhalb der Krystalllinse an den Grenzen ihrer einzelnen Schichten. Das vordere Ende der Axe dieses Systems brechender Flächen, der Augenaxe oder optischen Axe, liegt annähernd im Scheitel der Hornhaut, das hintere Ende liegt etwa in der Mitte zwischen dem gelben Fleck und der Eintrittsstelle des Sehnerven.

Um den Gang der Lichtstrahlen durch ein derartiges System brechender Flächen und die Lage und Grösse der Bilder, die von demselben entworfen werden, zu ermitteln, bedarf man der Kenntniss gewisser

*) Brewster, Edinburgh philos. journ., 1819. W. Krause, die Brechungsindices der durchsichtigen Medien des Auges, Hannover 1855. Helmholtz a. a. O.

Cardinalpunkte der optischen Axe, deren Lage von der ganzen Beschaffenheit des Systems (der Krümmung und dem Brechungsverhältniss der optischen Medien) abhängig ist. Diese optischen Cardinalpunkte sind: 1) Die beiden Brennpunkte: jeder Strahl, der vor der Brechung durch den ersten Brennpunkt geht, wird nach der Brechung der Axe parallel, jeder Strahl, der vor der Brechung der Axe parallel ist, geht nach der Brechung durch den zweiten Brennpunkt, und alle Lichtstrahlen, die von einem Punkt der im ersten Brennpunkt auf der Axe senkrecht errichteten Ebene (der ersten Brennebene) ausgehen, sind nach der Brechung unter einander parallel. 2) Die beiden Hauptpunkte: jeder Strahl, der vor der Brechung durch den ersten Hauptpunkt geht, geht nach derselben durch den zweiten, und jeder Strahl, der durch irgend einen Punkt einer im ersten Hauptpunkt auf der Axe senkrecht errichteten Ebene (der ersten Hauptebene) geht, geht durch den übereinstimmenden Punkt einer in derselben Weise im zweiten Hauptpunkt errichteten Ebene (der zweiten Hauptebene); man kann daher auch die zweite Hauptebene das optische Bild der ersten Hauptebene nennen, und zwar sind es die einzigen zusammengehörigen Bilder, welche gleich gross und gleich gerichtet sind. Die Entfernung des ersten Hauptpunktes vom ersten Brennpunkt nennt man die erste Hauptbrennweite, die Entfernung des zweiten Hauptpunktes vom zweiten Brennpunkt die zweite Hauptbrennweite oder auch im engeren Sinne die Brennweite. 3) Die beiden Knotenpunkte: ein Strahl, der vor der Brechung nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, ist nach der Brechung gegen den zweiten gerichtet, und die Richtungen des Strahls vor und nach der Brechung sind einander parallel.

Aus den optischen Verhältnissen des Systems der Augenmedien hat Listing die Lage der optischen Cardinalpunkte für ein schematisches mittleres Auge folgendermassen berechnet:

1) der erste Brennpunkt liegt 12,8326 Mm. vor der Hornhaut, der zweite Brennpunkt 14,6470 Mm. hinter der Hinterfläche der Linse,

2) der erste Hauptpunkt liegt 2,2746 Mm., der zweite 2,5724 Mm. hinter der Vorderfläche der Hornhaut,

3) der erste Knotenpunkt liegt 0,7580 Mm., der zweite 0,3602 Mm. vor der Hinterfläche der Linse.

Mit Zugrundlegung dieser Zahlen kann man leicht, wie dies in der Fig. 93

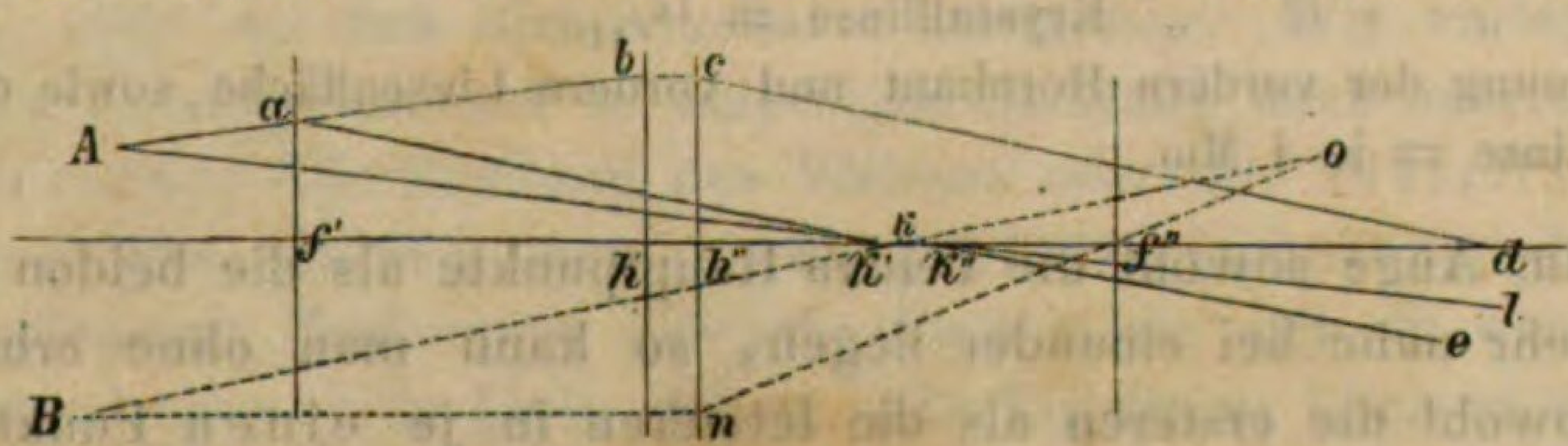


Fig. 93.

geschehen ist, den Gang der Lichtstrahlen und die Lage der Bilder durch Con-

struction finden. Es seien f' und f'' die beiden Brennpunkte, h' und h'' die beiden Hauptpunkte, k' und k'' die beiden Knotenpunkte, so sind diese Cardinalpunkte dahin definirt, dass 1) ein beliebiger Strahl A b, der bei b die erste Hauptebene trifft, im Fusspunkt c des von b gefällten Lothes b c die zweite Hauptebene treffen muss, dass 2) ein Strahl A k', der nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, nach der Brechung in einer Linie k'' l fortgeht, die durch den zweiten Knotenpunkt parallel seiner ersten Richtung gezogen wird, und dass 3) zwei Strahlen a b und a k', die von einem Punkt a der ersten Brennebene ausgehen, nach der Brechung einander parallel sind, also in den Linien c d und k'' e weitergehen. Der Satz, dass Strahlen, die vom ersten Brennpunkt ausgehen, nach der Brechung der Axe parallel sind, ist nur ein specieller Fall hiervon. Nach diesen Regeln ist es möglich, sowohl die Richtung, die ein beliebiger Lichtstrahl nach geschehener Brechung hat, als auch den Ort, an welchem das Bild irgend eines leuchtenden Punktes entworfen wird, zu bestimmen. Es sei z. B. A b der Lichtstrahl, dessen Gang nach der Brechung ermittelt werden soll, so zieht man zunächst vom Punkt b, wo derselbe die erste Hauptebene trifft, das Loth b c auf die zweite Hauptebene; man weiss dann, dass der Lichtstrahl nach der Brechung durch den Punkt c geht. Hierauf ermittelt man den Punkt a, wo der Strahl vor der Brechung die erste Brennebene schneidet. Von hier aus denkt man sich einen zweiten Strahl a k' ausgehen, der nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist, und der nach der Brechung parallel in der Richtung k'' e weitergeht. Weil nun alle von einem Punkt a der ersten Brennebene ausgehenden Strahlen nach der Brechung einander parallel werden müssen, so muss auch der Strahl a b nach der Brechung parallel a k' werden. Da wir aber als erste Bedingung schon gefunden haben, dass derselbe Strahl durch c gehen muss, so ist offenbar c d die Richtung des Strahls a b nach seiner Brechung im Auge. Es sei ferner die Aufgabe, den Ort zu finden, wo das Bild eines leuchtenden Punktes B in Folge der Brechung entworfen wird. Man braucht dann nur von B aus einen ersten Strahl der Axe parallel und einen zweiten Strahl so zu ziehen, dass er nach dem ersten Knotenpunkt gerichtet ist. Der Strahl B n ist von dem Punkt n der zweiten Hauptebene an nach dem zweiten Brennpunkt f'' gerichtet, der Strahl B k' geht nach der Brechung in der Richtung k'' o weiter, folglich ist o der Durchschnittspunkt beider Strahlen oder der Ort des Bildes von B.

Man nennt ein System mit der oben bezeichneten Lage der Cardinalpunkte ein schematisches Auge, weil zur Berechnung der Constanten desselben approximative Mittelwerthe benützt sind. Listing setzte nämlich

den Krümmungshalbmesser der Hornhaut = 8 Mm.
" " " vordern Linsenfläche = 10 Mm.
" " " hintern " = 6 Mm.
das Brechungsvermögen der wässerigen Feuchtigkeit und des Glaskörpers = $^{103}/_{77}$,
" " " Krystalllinse = $^{16}/_{11}$,
die Entfernung der vordern Hornhaut und vordern Linsenfläche sowie die Dicke der Linse = je 4 Mm.

Da im Auge sowohl die beiden Hauptpunkte als die beiden Knotenpunkte sehr nahe bei einander liegen, so kann man ohne erheblichen Fehler sowohl die ersteren als die letzteren in je einen Punkt zusammenziehen. Das vereinfachte Schema eines solchen Auges bezeichnet man nach Listing als das reducirte Auge. Den einfachen Haupt-

punkt dieses Auges verlegt Listing 2,3448 Mm. hinter die Vorderfläche der Hornhaut, den einfachen Knotenpunkt (k Fig. 93 u. 94) 0,4764 Mm. vor die hintere Fläche der Linse. Die Wiruung des reducirten Auges würde durch eine einzige brechende Kugelfläche hervorgebracht werden können, welche einen Krümmungshalbmesser von 5,1248 Mm. besässe, deren Scheitel sich im einfachen Hauptpunkt befände, und vor welcher Luft, hinter welcher wässerige Feuchtigkeit sich befände. Die Bestimmung des Orts und der Grösse der Bilder ist bei diesem reducirten Auge äusserst einfach. Will man den Ort des Netzhautbildes eines Punktes a finden (Fig. 94), so zieht man nur von a aus durch den einfachen

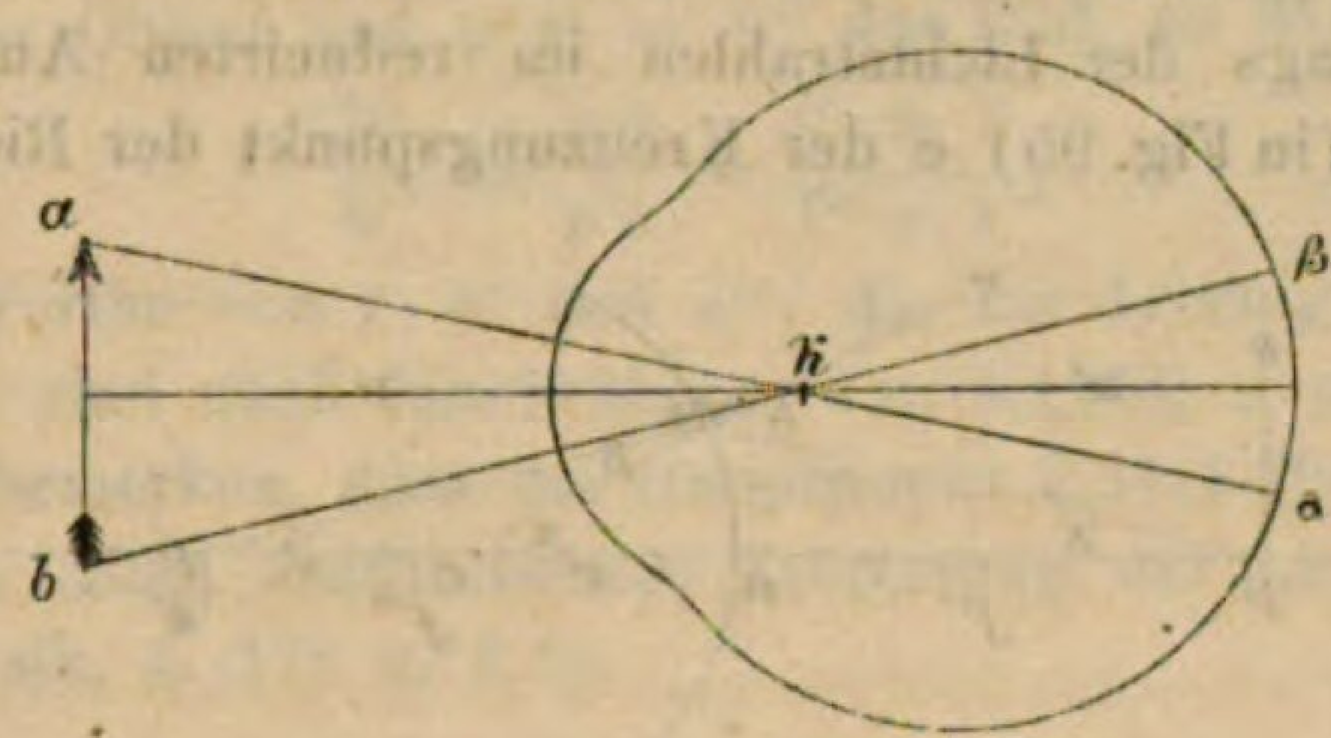


Fig. 94.

Knotenpunkt k eine Linie. Der Punkt α, wo diese Linie die Netzhaut trifft, ist der Ort des Bildes. Um die Grösse des Netzhautbildes eines gegebenen Gegenstandes a b zu ermitteln, legt man von den Endpunkten a und b Linien durch k, es entspricht dann $\alpha\beta$ der Grösse des Netzhautbildes. Man bezeichnet eine solche durch den Punkt k gehende Linie als Richtungsstrahl oder Richtungslinie. Den einfachen Knotenpunkt selber nennt man daher auch den Kreuzungspunkt der Richtungslinien. Denjenigen Richtungsstrahl, welcher auf die Stelle des deutlichsten Sehens (den gelben Fleck) auftrifft, nennt man die Gesichtslinie oder Sehaxe. Diese liegt ungefähr 2° nach innen und meistens zugleich etwas nach oben von der optischen Augenaxe, welche die Scheitel der brechenden Flächen verbindet und den Weg des ungebrochen bleibenden Strahles bezeichnet.

Durch die Ziehung der Richtungslinien kann man somit das Netzhautbild eines gegebenen Objectes auffinden. Dagegen fallen diejenigen Linien, nach welchen wir das Netzhautbild wieder in den äusseren Raum verlegen, nicht mit den Richtungslinien zusammen. Wir verlegen nämlich einen Netzhauteindruck in derjenigen Richtung nach aussen, in welcher wir visiren. Die Richtung des Visirens oder die Visirlinie finden wir aber, wenn wir von dem betreffenden Netzhautpunkt aus durch zwei in verschiedener Entfernung gelegene Punkte die sich in unserem Gesichtsfelde decken, eine Linie ziehen. Alle Visirlinien kreuzen sich ebenfalls in einem Punkt, der aber nicht der Kreuzungspunkt der Richtungslinien ist, sondern etwas vor demselben, im Mittelpunkt der Pupille, liegt.

Man nennt diesen Punkt den **Kreuzungspunkt der Visirlinien.** Denjenigen Winkel, welchen zwei Visirlinien mit einander bilden, die nach den Grenzpunkten eines gesehenen Objectes gezogen werden, bezeichnet man als **Gesichtswinkel.** Die durch zwei zusammengehörige Visirlinien beider Augen gelegte Ebene heisst die **Visirebene.**

Bei einer einzigen brechenden Fläche verschmelzen die beiden Hauptpunkte und fallen mit dem Scheitel der brechenden Fläche zusammen: dies ist der einzige Ort, an welchem unmittelbar zwei gleiche und gleichgerichtete Bilder, die aber in diesem Fall sich decken, möglich sind. Die Entfernung der vereinigten Knotenpunkte oder des Kreuzungspunktes der Richtungslinien vom Hauptpunkt ist dann gleich dem Krümmungshalbmesser der brechenden Fläche. Hierdurch wird die Betrachtung des Gangs der Lichtstrahlen im reducirten Auge ausserordentlich vereinfacht. Es sei (in Fig. 95) c der Kreuzungspunkt der Richtungslinien, a der

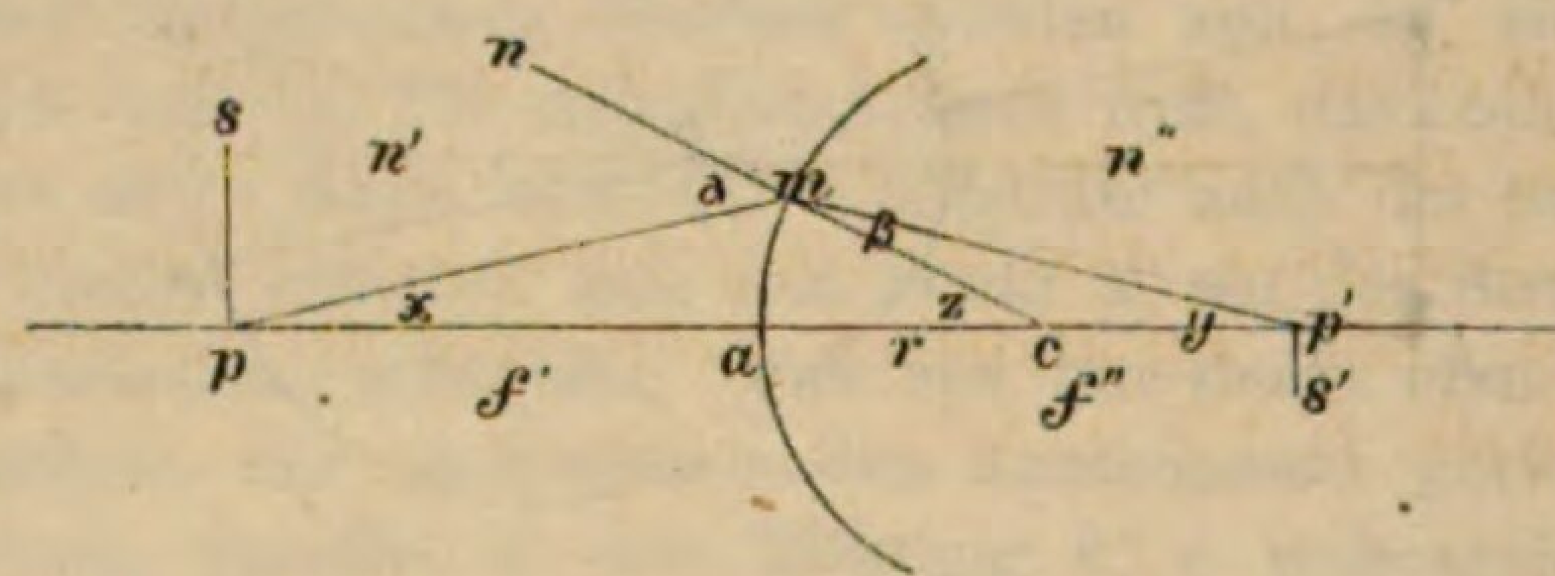


Fig. 95.

einfache Hauptpunkt, r = ac der angenommene Krümmungshalbmesser. Wir nennen f' die Entfernung des leuchtenden Punktes p von a, f'' die Entfernung seines Bildes p' von a Das Einfallsloth m n ist die einfache Verlängerung des Radius c m, α sei der Einfalls- und β der Brechungswinkel des Strahls. Ferner bezeichnen wir den ∠ bei p mit x, den ∠ bei p' mit y und den ∠ bei c mit z, das Brechungsvermögen des ersten Mittels mit n', des zweiten mit n''. Nach dem Brechungsgesetz ist $n' \sin. \alpha = n'' \sin. \beta$ (§. 180). Da aber die Einfallswinkel als sehr klein vorausgesetzt werden, indem a m nur ein kleines Stück einer Kugelfläche sein soll, so kann man auch für die Sinus unmittelbar die Winkel setzen und schreiben

$$n' \alpha = n'' \beta.$$

Aus der Betrachtung der Figur erhellt ferner leicht, dass ∠ $x = \alpha - z$ und ∠ $y = z - \beta$ ist. Multiplicirt man die erste dieser Gleichungen mit n, die zweite mit n'', und setzt man in der letzteren $n'\alpha$ für $n''\beta$, so erhält man

$$n'x = n'\alpha - n'z$$
$$n''y = n''z - n'\alpha.$$

Beide Gleichungen addirt geben:

$$n x + n''y = z\,(n'' - n').$$

Setzt man nun den Bogen m a = 1, so kann man auch setzen $f'. x = 1$, $f''. y = 1$ und $r . z = 1$, also $x = \frac{1}{f'}$, $y = \frac{1}{f''}$ und $z = \frac{1}{r}$. Führt man dies in die obige Gleichung ein, so erhält man:

$$\frac{n'}{f'} + \frac{n''}{f''} = \frac{n'' - n'}{r}.$$

Dies ist die Fundamentalgleichung, um bei bekanntem Brechungsverhältniss und Krümmungshalbmesser entweder den Bildpunkt zu bestimmen, wenn der Objectpunkt gegeben ist, oder umgekehrt. Bezeichnet man diejenige Entfernung des

Bildpunktes, welche für eine unendliche Entfernung des Objectpunktes stattfindet (wobei also in der obigen Gleichung $f' = \infty$ zu setzen ist), d. h. die hintere Hauptbrennweite, mit F'', so erhält man

$$F'' = \frac{n''r}{n''-n'}.$$

Ebenso bekommt man, wenn $f'' = \infty$ gesetzt wird, wenn man also voraussetzt, dass die Strahlen nach der Brechung parallel werden, für die Entfernung F' des Objectpunktes oder für die vordere Hauptbrennweite:

$$F' = \frac{n'r}{n''-n'}.$$

Auch das Verhältniss der Grösse des Bildes zur Grösse des Objectes oder umgekehrt lässt sich, wenn die Distanzen f' und f'' bekannt sind, leicht bestimmen. Es sei $ps = b'$ das Object und $p's' = b''$ das Bild, so hat man das Verhältniss

$$\frac{b'}{b''} = \frac{pc}{p'c} = \frac{f'+r}{f''-r}.$$

Die numerischen Werthe von r, n' und n'', die zur Lösung aller hier gegebenen Aufgaben genügen, sind nach dem Früheren $r = 5{,}1248$, $n' = 1$ und $n'' = 1{,}3365$. Dabei ist aber zu bemerken, dass der Hauptpunkt 2,3448 Mm. hinter dem Scheitel der Hornhaut liegt. Eine ausführlichere Erörterung der Lichtbrechung im Auge s. in der med. Physik, §. 178 u. f.*).

§. 183. Die Accomodation und Adaptation des Auges.

Das normale Auge vereinigt solche Strahlen auf seiner Netzhaut, die von einem sehr entfernt gelegenen Punkte herkommen. Die von einem näheren Punkte ausgehenden Strahlen würden daher nie in einem Punkt der Netzhaut gesammelt, wenn nicht das Auge die Fähigkeit besässe, sich der Entfernung der Objecte anzupassen. Diese Anpassung geschieht durch Form- und Lageänderungen der brechenden Flächen, welche in Folge einer Muskelwirkung im Innern des Auges zu Stande kommen. Neben dieser Accomodation für Nähe und Ferne besitzt ausserdem das Auge die Fähigkeit, sich wechselnden Lichtintensitäten anzupassen, indem es durch Veränderung der Pupillenweite die Grösse des Strahlenkegels regulirt, der in das Auge eindringt. Wir bezeichnen diese Fähigkeit als Adaptation für Lichtstärken.

1) Das Sehen in verschiedene Entfernungen. Solche Strahlen, die von einem Punkte kommen, auf welchen das Auge nicht accomodirt ist, erzeugen auf der Netzhaut kein punktförmiges Bild, sondern ein Zerstreuungsbild, dessen Gestalt von der Form der Pupille, durch welche der Strahlenkegel in das Auge dringt, abhängig ist, und

*) Moser, über das Auge, Dove's Repertor. d. Physik, Bd. 5. (Erste Anwendung der dioptrischen Untersuchungen von Gauss auf das Auge.) Volkmann, Art. Sehen, Handwörterb. der Physiologie, Bd. 3, 1. Listing, Art. Dioptrik des Auges, ebend. Bd. 4. Helmholtz, physiolog. Optik.

das somit, weil die Pupille meist kreisförmig ist, gewöhnlich einen Zerstreuungskreis darstellt. In dem Bild eines ausgedehnten Gegenstandes decken sich die Zerstreuungskreise der einzelnen Punkte, und es erscheinen daher vorzugsweise die Begrenzungen der Objecte dem nicht accomodirten Auge undeutlich und verwaschen.

Davon dass das Auge niemals gleichzeitig Gegenstände deutlich sehen kann, die in erheblich verschiedener Entfernung gelegen sind, kann man sich leicht durch die Beobachtung überzeugen. Man halte in etwa 6 Zoll Entfernung vom Auge einen durchsichtigen Schleier, hinter demselben in 2 Fuss Entfernung eine Schrift, so kann man nach einander bald die Fäden des Schleiers, bald die Buchstaben der Schrift, niemals aber beide zusammen deutlich sehen. Noch augenfälliger überzeugt man sich von der Existenz der Zerstreuungskreise durch den sogenannten Scheiner'schen Versuch: vor die Pupille wird ein Kartenblatt gebracht, in das mit einer Nadel zwei oder mehr kleine Löcker eingestochen sind, deren Entfernung kleiner als der Durchmesser der Pupille sein muss. Man blickt durch diese Löcher nach einem fernen Object, während man nah vor das Kartenblatt einen feinen Gegenstand, z. B. eine Nadel, hält; es werden dann ebenso viele Doppelbilder der Nadel gesehen, als sich Löcher in dem Blatt befinden. Aehnliche Doppelbilder entstehen, wenn man die Nadel in grössere Ferne hält und einen näheren Gegenstand fixirt. In beiden Fällen verschwinden die Doppelbilder sogleich, wenn man die Nadel selber zu betrachten anfängt. Ein objectives Hülfsmittel, um sich von derselben Thatsache zu überzeugen, bietet der Augenspiegel. Mit diesem Instrument kann man die Bilder auf der Netzhaut eines Andern unmittelbar beobachten. Hierbei zeigt sich aber, dass immer nur solche Gegenstände, die in annähernd gleicher Entfernung gelegen sind, gleichzeitig deutlich auf der Netzhaut sich abbilden, dass jedoch successiv von Gegenständen sehr verschiedener Entfernung deutliche Bilder entworfen werden können.

Die Entfernungsverschiedenheiten der Objecte sind auf die Deutlichkeit der Bilder von um so grösserem Einfluss, in je grösserer Nähe sich der Gegenstand befindet. Wenn das Auge für unendliche Entfernung accomodirt ist, so sind die Zerstreuungskreise für ein Object von etwa 12 Meter Entfernung immer noch klein genug, um keine merkliche Undeutlichkeit des Bildes entstehen zu lassen, während bei grosser Nähe der Objecte schon ein Unterschied von wenig Zollen eine merkliche Undeutlichkeit des einen Bildes bedingt. Man bezeichnet den Theil der Gesichtslinie, in welchem die bei einem gegebenen Accomodationszustand ohne merkliche Undeutlichkeit sichtbaren Objecte liegen, als Accomodationslinie. Die obige Thatsache lässt sich daher auch so ausdrücken: die Länge der Accomodationslinie ist um so grösser, je weiter ihr Abstand vom Auge ist.

Den dem Auge nächsten Punkt, für welchen sich dasselbe accomo-

diren kann, nennt man den Nähepunkt, den entferntesten den Fernpunkt der Accomodation. Der Fernpunkt des normalen Auges befindet sich in unendlicher Entfernung, der Nähepunkt desselben nur 4 bis 5 Zoll vom Auge. Doch kommen häufig Abweichungen von dieser Norm vor, indem entweder der Fernpunkt in viel grössere Nähe (oft bis auf wenige Zoll) und dann gewöhnlich auch der Nähepunkt näher rückt (kurzsichtige oder myopische Augen), oder indem der Nähepunkt in grössere Ferne rückt, während der Fernpunkt unverändert bleibt (weitsichtige oder presbyopische Augen), oder indem das Auge sogar eine solche Beschaffenheit annimmt, dass es erst convergente Strahlen vereinigt, also gleichsam für weiter als unendliche Entfernung accomodirt ist (übersichtige, hyperopische oder hypermetropische Augen). Das Auge, dessen hinterer Brennpunkt im Ruhezustand der Accomodation in die Netzhaut fällt, und das daher sowohl das normale wie das presbyopische Auge umfasst, bezeichnet man nach Donders auch als emmetropisches Auge; man unterscheidet davon das ametropische Auge, als dasjenige, dessen hinterer Brennpunkt im Ruhezustand nicht in die Netzhaut fällt, und das daher entweder myopisch oder hypermetropisch ist, d. h. dessen Brennpunkt entweder vor oder hinter der Netzhaut liegt. Die Distanz zwischen dem Nähepunkt und dem Fernpunkt wird die Accomodationsbreite genannt. Sie ist bei den abnormen Brechungszuständen des Auges gewöhnlich mehr oder weniger erheblich verringert. Die Brille dient zur Ausgleichung dieser Accomodationsanomalieen, indem sie entweder durch Vorsetzung einer Concavlinse vor das brechende System den Fernpunkt des myopischen Auges in grössere Entfernung rückt (Concavbrille), oder indem sie durch Vorsetzung einer Convexlinse den Fernpunkt des hyperopischen Auges in grössere Nähe bringt (Convexbrille).

Die Entstehung der Zerstreuungskreise wird durch Fig. 96 näher erläutert.



Fig. 96.

Es seien a und b zwei leuchtende Punkte, h h' sei die Hornhaut, c der Convergenzpunkt der von a kommenden Strahlen, so wird der Convergenzpunkt d der von b kommenden Strahlen hinter c gelegen sein. Befindet sich nun in c die Netzhaut, so wird auf derselben von dem Punkte a ein punktförmiges Bild entworfen, nicht aber von dem Punkte b, sondern das Bild dieses Punktes bildet einen Kreiss z z, dessen Form der Form der Pupille, durch welche der in das Auge eindringende Strahlenkegel fällt, entspricht, und der um so grösser ist, je weiter von c sich der Vereinigungspunkt d befindet. Soll der Vereinigungspunkt der von b kommenden Strahlen nach c rücken, so muss die brechende Kraft der durchsichtigen Medien des Auges erhöht werden, dann werden aber die von a

kommenden Strahlen schon vor c vereinigt, und es wird also nun von a ein Zerstreuungskreis auf der Netzhaut entworfen.

Der Scheiner'sche Versuch ist in Fig. 97 dargestellt. Es seien e und f die

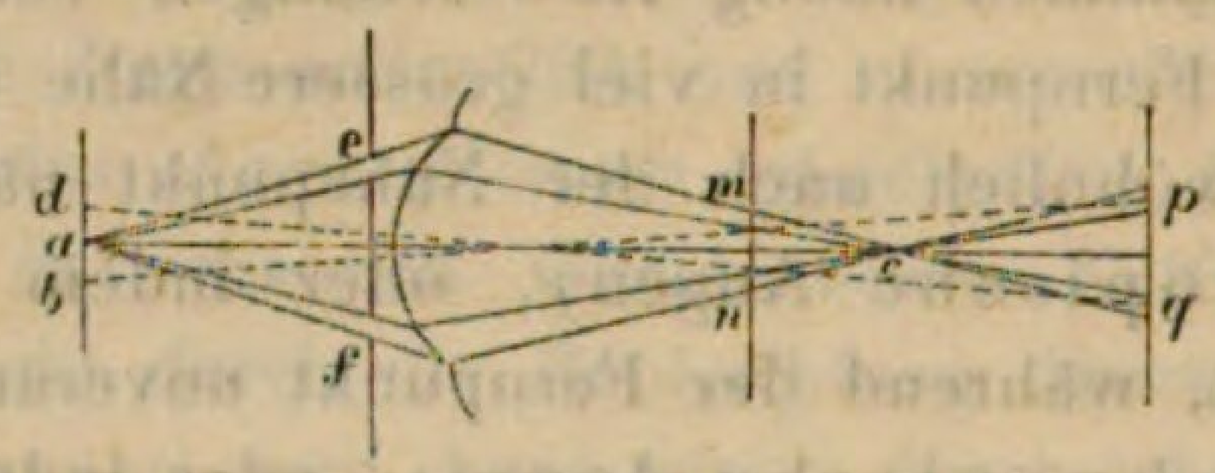


Fig. 97.

beiden Löcher in dem vor die Pupille gehaltenen Kartenblatt. Die beiden durch e und f fallenden Strahlenkegel werden im Punkte c vereinigt. Befindet sich nun in c die Netzhaut, so wird der Punkt a einfach gesehen. Befindet sich aber die Netzhaut bei m n, so werden von a zwei Bilder gesehen, da sowohl der Punkt m als der Punkt n der Netzhaut von Strahlen des Punktes a getroffen wird. Ebenso verhält es sich, wenn die Netzhaut sich bei p q befindet. Natürlich ist jedes dieser Bilder lichtschwächer, als wenn der ganze von a aus ins Auge fallende Strahlenkegel von der Netzhaut aufgefasst würde, die Bilder sind aber um so schärfer, um so weniger durch Zerstreuungskreise gestört, je enger man die Oeffnungen e und f macht. Verdeckt man die eine dieser Oeffnungen, so bleibt, wenn sich die Netzhaut im Vereinigungspunkt c befindet, das Bild unverändert, es wird nur lichtschwächer. Befindet sich aber die Netzhaut in m n oder p q, so verschwindet, wenn e verdeckt wird, das Bild m oder q, und zwar wenn die Netzhaut vor dem Vereinigungspunkt liegt, das obere, wenn sie hinter dem Vereinigungspunkt liegt, das untere Doppelbild. Da jedoch die Bilder auf der Netzhaut stets umgekehrt sind, also einem tiefer liegenden Gegenstand ein höher stehendes Bild auf der Netzhaut entspricht, so verlegt das Urtheil, wenn m n die Netzhaut ist, das Bild m in der Richtung der Visirlinie nach der Seite von b hin, und wenn p q die Netzhaut ist, das Bild q nach der Seite von d hin. Umgekehrt verhält es sich, wenn f verdeckt wurde. Man kann daher aus dem Verschwinden des Doppelbildes darauf schliessen, ob der Vereinigungspunkt der Strahlen vor oder hinter der Netzhaut liegt. Verschwindet das gleichseitige Bild, so liegt der Vereinigungspunkt vor der Netzhaut (das Auge ist nahesehend), verschwindet das entgegengesetzte Bild, so liegt der Vereinigungspunkt hinter der Netzhaut (das Auge ist fernsehend).

Man kann sich des Scheiner'schen Versuchs bedienen, um den Fernpunkt und den Nähepunkt eines Auges zu ermitteln. Eine diesen Zweck erfüllende Vorrichtung heisst ein Optometer. Ein Schirm mit zwei feinen Oeffnungen wird vor das Auge gebracht und bestimmt, bis zu welcher Nähe und Ferne eine hinter dem Schirm bewegte Nadel einfach gesehen werden kann. Man ist so im Stande, die Accomodationsbreite und den Grad der Kurz- oder Weitsichtigkeit eines Auges zu messen. Ungenauer, aber für praktische Zwecke zureichend, geschieht dies durch Druckschriften von verschiedener Grösse, die man in verschiedenen Entfernungen lesen lässt (s. g. Leseproben).

Zum Massstab der Accomodationsbreite nimmt man nach dem Vorgang von Donders die Brennweite einer Concavlinse, welche, auf die Vorderfläche der Krystalllinse gesetzt, den vom Nahpunkt ausgehenden Strahlen eine Richtung geben würde, als ob sie vom Fernpunkt ausgegangen wären. Bezeichnet man mit

a die Brennweite jener Linse, so ist die Accomodationsbreite $A = \frac{1}{a}$, und wird p der Abstand des Nahpunktes, r der Abstand des Fernpunktes genannt, so ist $\frac{1}{a} = \frac{1}{p} - \frac{1}{r}$. Diese Bemerkungen sind für die Wahl der Brillen von practischer Wichtigkeit. Wir müssen jedoch hier hinsichtlich dieses Gegenstandes, sowie der Refractions- und Accomodationsanomalieen überhaupt, auf die Handbücher der Ophthalmologie und besonders auf die Abhandlungen von Donders verweisen. Vergl. a. med. Physik §. 181.

Man bemerkt bei dem Scheiner'schen Versuch nicht nur, dass die Zerstreuungskreise der Doppelbilder geringer werden, sondern auch, dass die Doppelbilder selbst, wenn das Auge für grössere Ferne accomodirt ist, vergrössert erscheinen. Dies erklärt sich auf folgende Weise (Fig. 98). Die von den Punkten

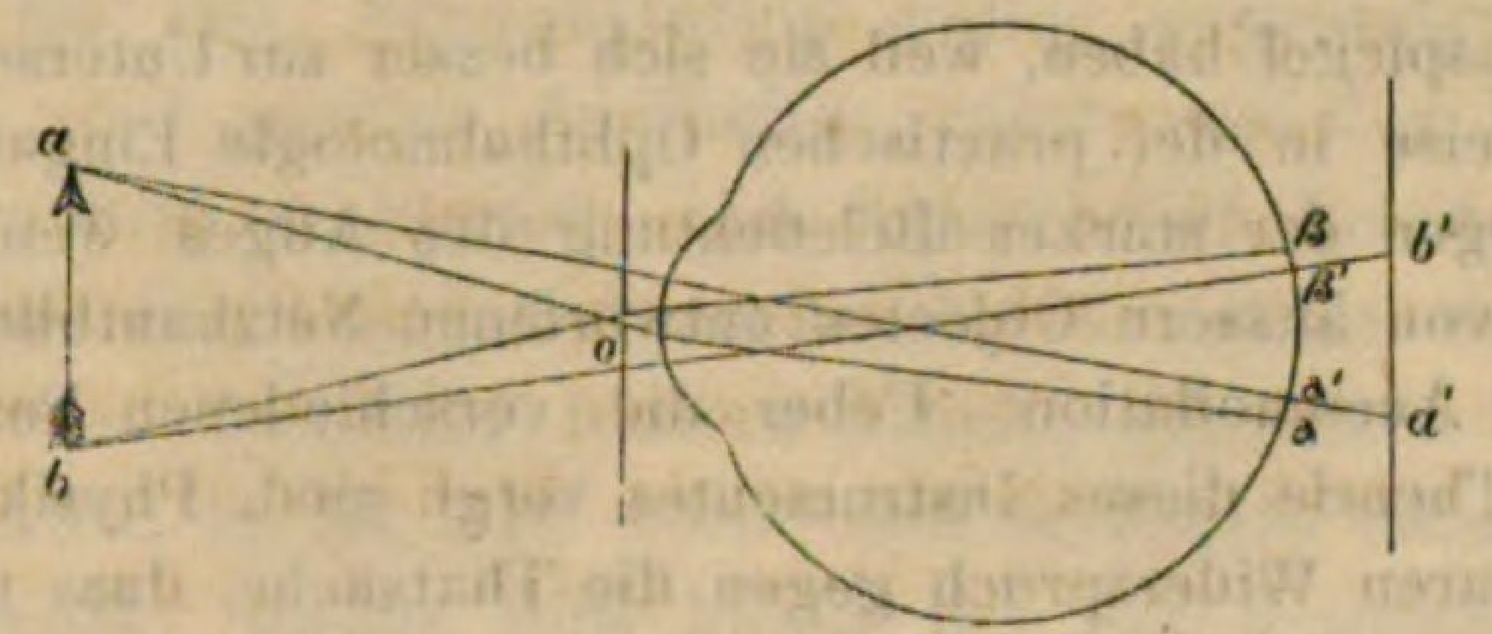


Fig. 98.

a und b des Objectes ab ausgehenden Richtungsstrahlen a a' und b b', welche das hinter der Netzhaut befindliche Bild a' b' begrenzen, treffen die Netzhaut selbst in α' und β'. Befindet sich dagegen vor dem Auge die enge Oeffnung o, so kann durch dieselbe von a aus nur der Strahl a α und von b aus nur der Strahl b β gelangen; da nun $\alpha\,\beta$ grösser als $\alpha'\,\beta'$ ist, so erscheint das Object durch die enge Oeffnung grösser, obgleich durch dieselbe der Zerstreuungskreis verkleinert wird. Es ist klar, dass diese Vergrösserung zunimmt, je weiter man die enge Oeffnung vom Auge entfernt. Umgekehrt aber müssen entfernte Gegenstände durch die enge Oeffnung kleiner gesehen werden, wenn das Auge für grössere Nähe accomodirt ist.

Unter gewöhlichen Verhältnissen nimmt man nichts von dem Lichte wahr, welches von dem Hintergrund eines andern Auges reflectirt wird und durch die Pupille zurückkehrt, die Pupille erscheint daher schwarz. Der Grund hiervon liegt hauptsächlich darin, dass die Strahlen eines leuchtenden Punktes, die ein Auge auf seiner Netzhaut vereinigt, nach der Reflexion auch genau wieder am Ort des leuchtenden Punktes gesammelt werden. Das Auge des Beobachters müsste also, um von diesem Licht etwas aufzufangen, zwischen den leuchtenden Körper und das beleuchtete Auge sich einschieben. Dies kann in der That auf folgende Weise bewerkstelligt werden. Man bringt vor das beobachtende Auge C (Fig. 99) eine schräg gehaltene Glasplatte G und stellt auf der gegen das Auge gerichteten Seite derselben eine Flamme A auf. Es fällt nun das von G reflectirte Licht dieser Flamme, das von einem Orte a herzukommen scheint, in das Auge C und wird von diesem wieder nach a reflectirt. Da aber zwischen C und a sich das beobachtende Auge B befindet, so kann nun dieses das zurückgeworfene Licht auffangen. Es sieht hierbei das Auge B das Innere des Auges C erleuchtet, bekommt aber kein deutliches Bild von dem Hintergrund dieses Auges, weil es für die von C zurückgeworfenen convergenten Strahlen nicht accomodirt ist. Um

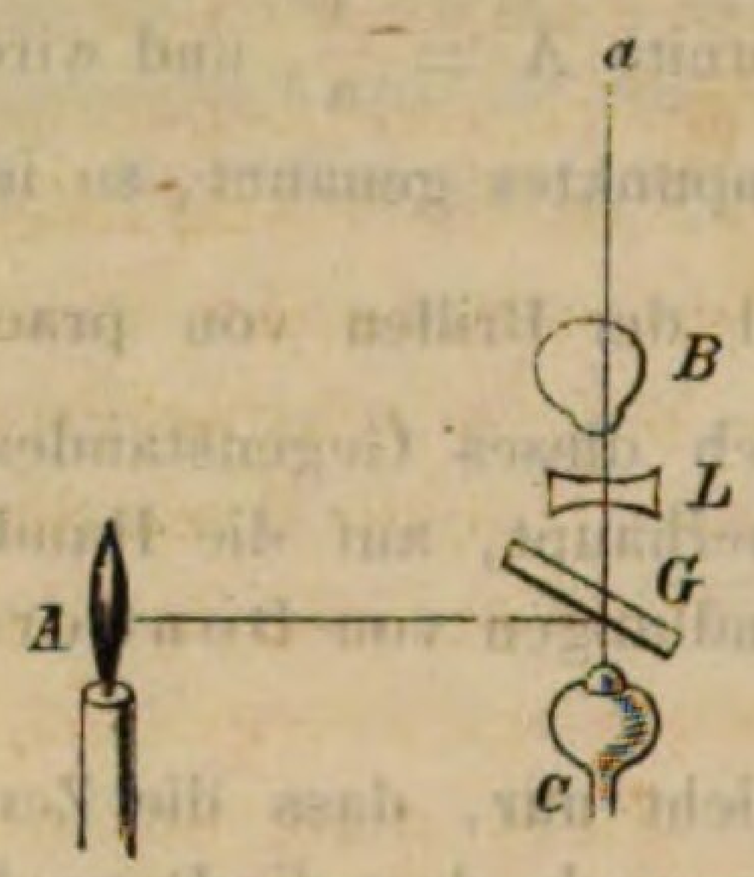


Fig. 99.

dies zu können, müssen jene Strahlen durch eine vor's Auge gehaltene Concavlinse L parallel oder divergent gemacht werden. Auf diese Weise erhält man die Einrichtung des Helmholtz'schen Augenspiegels. Derselbe liefert ein virtuelles gleichgerichtetes Bild der Netzhaut des andern Auges. Lässt man das von dem Auge reflectirte Licht durch eine nahe vor dasselbe gehaltene Convexlinse gehen, so erhält man hingegen ein reelles umgekehrtes Bild der Netzhaut. Hierauf beruhen die Augenspiegel von Rüte, Coccius u. A., bei welchen das zu reflectirende Licht durch einen Hohlspiegel oder Planspiegel, der in seiner Mitte durchbohrt ist, in das Auge geworfen wird. Der Beobachter sieht durch diese Durchbohrung das von der Convexlinse entworfene Bild. Die nach dem letzteren Princip construirten Augenspiegel haben, weil sie sich besser zur Untersuchung des Auges eignen, vorzugsweise in der practischen Ophthalmologie Eingang gefunden, dagegen sind sie wegen der starken Beleuchtung des Auges weniger geeignet zur Beobachtung der von äussern Objecten entworfenen Netzhautbilder und ihrer Veränderung bei der Accomodation. Ueber die verschiedenen Formen des Augenspiegels und die Theorie dieses Instrumentes vergl. med. Physik §. 198 u. f.

Einen scheinbaren Widerspruch gegen die Thatsache, dass unser Auge immer nur für eine bestimmte Entfernung accomodirt sein kann, bildet unsere Fähigkeit zu visiren, d. h. zu erkennen, ob verschieden entfernte Punkte an derselben Stelle des Gesichtsfeldes liegen (§ 182). Hierbei findet aber eine wirkliche Deckung nur statt, wenn beide Punkte sehr entfernt sind. In grösserer Nähe beurtheilen wir die gegenseitige Deckung daraus, dass der deutlich gesehehene Punkt in der Mitte des Zerstreuungskreises des andern liegt.

Dass die Grösse der Accomodationslinien immer schneller abnimmt mit der Annäherung ans Auge, folgt unmittelbar aus den Gesetzen der Lichtbrechung im letzteren. Listing hat für sein schematisches Auge die Grösse der Zerstreuungskreise berechnet, welche entstehen, wenn ein leuchtender Punkt aus unendlicher Entfernung bis in sehr grosse Nähe kommt. Die folgende Tabelle enthält die Resultate.

Entfernung vom Auge	Durchmesser des Zerstreuungskreises	Entfernung vom Auge	Durchmesser des Zerstreuungskreises
∞	0	1,5 Meter	0,0443 Mm.
65 Meter	0,0011 Mm.	0,75 „	0,0825 „
25 „	0,0027 „	0,375 „	0,1616 „
12 „	0,0056 „	0,188 „	0,3122 „
6 „	0,0112 „	0,094 „	0,5768 „
3 „	0,0222 „	0,088 „	0,6484 „ *).

*) Helmholtz, physiolog. Optik. Derselbe, Beschreibung eines Augenspiegels, Berlin 1851. Listing, Wagners Handwörterbuch Bd. 4. Czermak, Wiener Sitzungsber. Bd. 12. Donders, die Anomalieen der Refraction nnd Accomodation deutsch von O. Becker, Wien 1866, und Archiv f. Ophthalmologie Bd. 4 u. f.

2) Form- und Lageänderungen der brechenden Flächen. Die Veränderungen, welche an den brechenden Flächen des Auges bei der Accomodation zu beobachten sind, bestehen 1) in einer stärkeren Wölbung und schwachen Vorwärtsbewegung der Vorderfläche der Linse beim Nahesehen, 2) in einer gleichzeitigen, aber bei weitem schwächeren Wölbung der Hinterfläche der Linse, wobei dieselbe jedoch ihren Ort nicht merklich verändert. Die stärkere Wölbung der Vorderfläche der Linse lässt durch die Beobachtung der von ihr entworfenen Spiegelbilder eines leuchtenden Gegenstandes sich nachweisen. Stellt man auf die eine Seite des Auges ein Licht, während man von der andern Seite in dasselbe hineinblickt, so sieht man, dass von dem Licht drei Spiegelbilder entworfen werden. Das hellste derselben rührt von der Hornhaut her: es bleibt bei der Accomodation völlig ungeändert. Ein zweites etwas grösseres und minder deutliches rührt von der Vorderfläche der Linse her: dieses Bild verkleinert sich beträchtlich bei der Accomodation für die Nähe und rückt zugleich mehr in die Mitte der Pupille. Das dritte Bild, welches von der hintern Fläche der Linse entworfen wird, ist ein umgekehrtes, es ist sehr klein und erscheint darum ziemlich hell und scharf begrenzt: dieses Bild bleibt bei der Accomodation für die Nähe unverändert an seinem Ort und erfährt eine so unbeträchtliche Verkleinerung, dass dieselbe nicht mit blossem Auge sondern nur mit schärferen Messungshülfsmitteln sich nachweisen lässt. Aus diesen Beobachtungen lässt sich schliessen, dass bloss die vordere Linsenfläche eine erhebliche Veränderung bei der Accomodation erfährt, und zwar besteht dieselbe, da eine spiegelnde Kugel um so kleinere Bilder entwirft, je kleiner ihr Halbmesser ist, in einer stärkeren Wölbung bei der Accomodation für die Nähe. Dass hierbei zugleich die Vorderfläche der Linse etwas nach vorn rückt, lässt sich direct beobachten, wenn man das Auge so von der Seite betrachtet, dass man etwa noch die Hälfte der schwarzen Pupille vor dem Hornhautrand der Sclerotica hervorragen sieht: man bemerkt dann, dass bei der Accomodation für die Nähe das schwarze Oval der Pupille und ein Theil des ihm zugekehrten Irisrandes vor die Sclerotica hervortritt. Da nach diesen Beobachtungen die vordere Fläche der Linse vorrückt, während die hintere ihren Ort nicht verlässt, so muss die Linse beim Nahesehen in ihrer Mitte dicker werden, und, weil sich doch ihr Volum nicht verändern kann, so muss sie sich in ihrem Aequatorialdurchmesser verkürzen. Die Fig. 100 stellt die hiernach sich er-

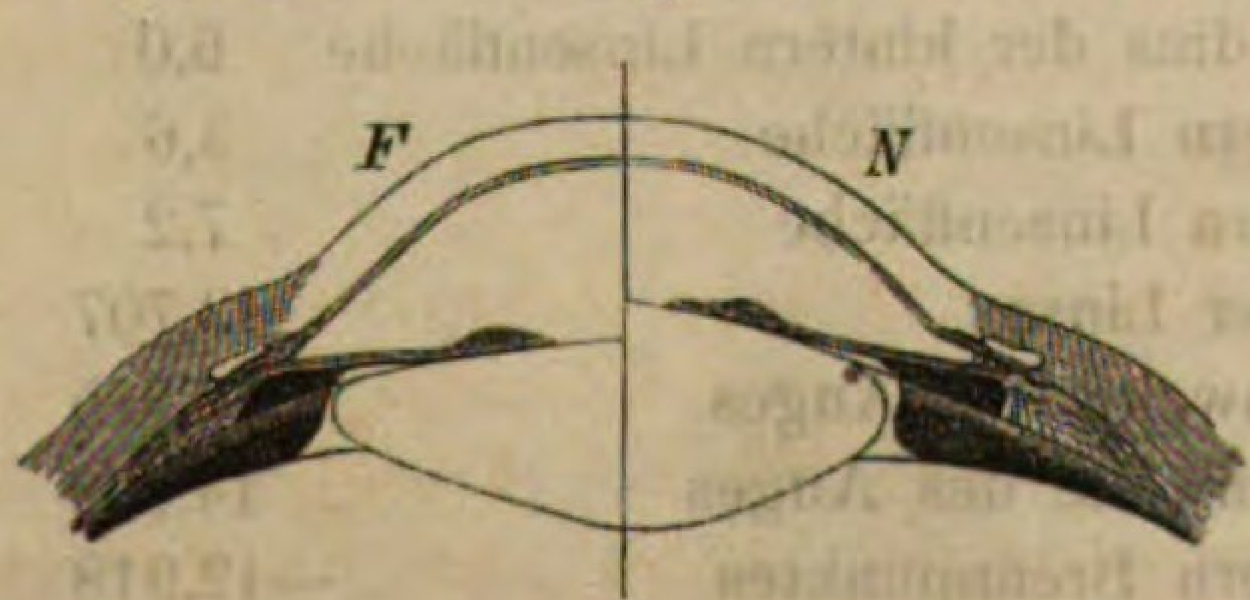


Fig. 100.

gebende Formänderung der Linse dar: auf der mit F bezeichneten Hälfte besteht Accomodation für die Ferne, auf der mit N bezeichneten Hälfte Accomodation für die Nähe. Man erkennt aus dieser Figur, dass durch die Formänderung der Linse der innere Rand der Iris, die Ciliarfortsätze und die Zonula Zinnii nach vorn rücken. Indem aber der Axendurchmesser und die Wölbung der Linse im nahesehenden Auge zunehmen, müssen die auf die Linse fallenden Strahlen stärker als in fernsehenden Auge gebrochen werden.

Zur Beobachtung der Linsenreflexe bei der Accomodation benützt man besser als ein einfaches Flammenbild zwei Bilder, die man durch Erleuchtung zwei senkrecht über einander stehender Oeffnungen in einem Schirm erhält. a (in Fig. 101) ist der Hornhautreflex, b der vordere und c der hintere Linsenreflex

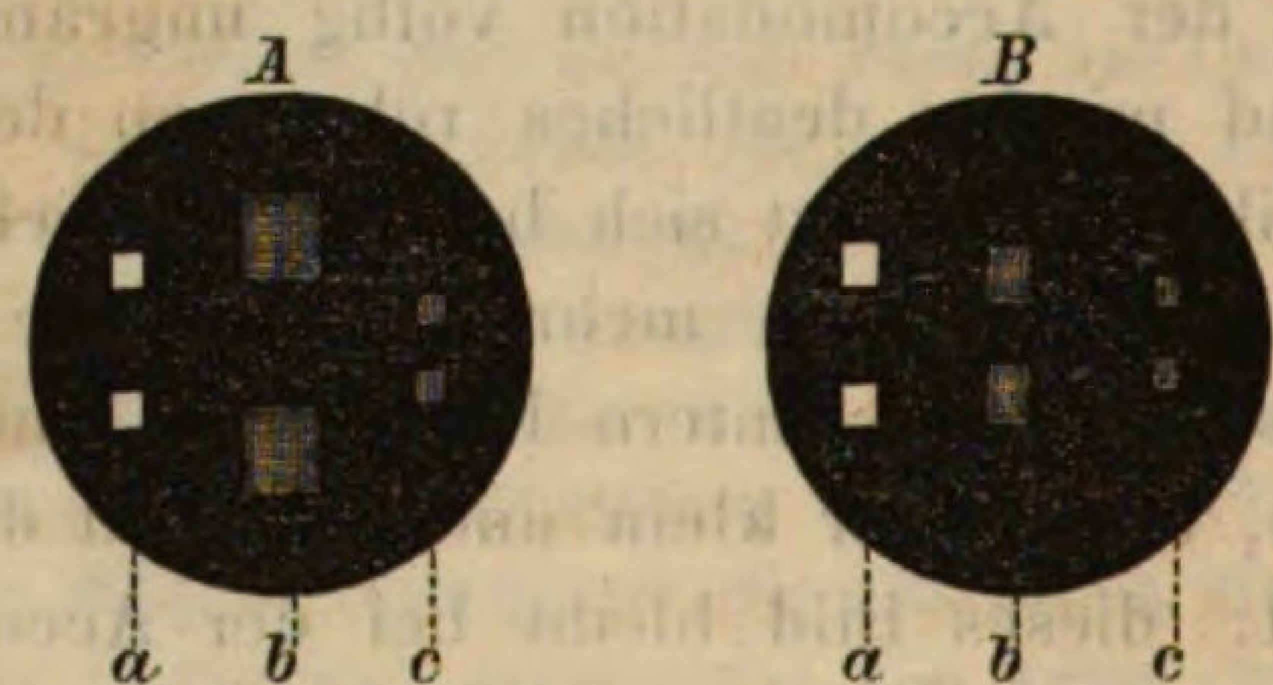


Fig. 101.

dieser Oeffnungen, A ist die Beschaffenheit der Bilder im fernsehenden, B im nahesecenden Auge. Die Messung der Linsenbildchen mittelst des Ophthalmometers geschieht nach der im §. 181 angegebenen Methode durch Vergleichung mit einem Hornhautbilde. Helmholtz fand auf diese Weise, dass das von der vordern Fläche der Linse entworfene Bild beim Nahesehen etwa nur $^5/_9$ der Grösse hat, die ihm beim Fernsehen zukommt. In den Beobachtungen von Helmholtz und von Knapp verkleinerte sich der Krümmungshalbmesser der vordern Linsenfläche beim Nahesehen um 2,3 bis 4 Millim., der Krümmungshalbmesser der hintern Linsenfläche nur ungefähr um 1 Millim. Helmholtz gibt als Mittelzahlen aus seinen Beobachtungen und Rechnungen für die bei der Accomodation sich verändernden optischen Constanten und Cardinalpunkte folgende Werthe Als Ort eines Punktes ist in der Tabelle seine Entfernung von der vordern Hornhautfläche in Millim. genommen.

	Accomodation für	
	Ferne	Nähe
Krümmungsradius der Hornhaut	8,0	8,0
Krümmungsradius der vordern Linsenfläche	10,0	6,0
Krümmungsradius der hintern Linsenfläche	6,0	5,5
Ort der vordern Linsenfläche	3,6	3,2
Ort der hintern Linsenfläche	7,2	7,2
Brennweite der Linse	43,707	33,785
Hintere Brennweite des Auges	19,875	17,756
Vordere Brennweite des Auges	14,858	13,274
Ort des vordern Brennpunktes	—12,918	—11,241
Ort des ersten Hauptpunktes	1,9403	2,0330

	Accomodation für Ferne	Accomodation für Nähe
Ort des zweiten Hauptpunktes	2,3563	2,4919
Ort des ersten Knotenpunktes	6,957	6,515
Ort des zweiten Knotenpunktes	7,373	6,974
Ort des hintern Brennpunktes	22,231	20,248

Um nachzuweisen, dass, während der Pupillenrand der Iris bei der Accomodation für die Nähe nach vorn gewölbt wird, gleichzeitig der äussere Rand derselben etwas zurücktritt, hat Helmholtz folgenden Versuch angegeben. Er entwirft auf der Iris des beobachteten Auges durch seitliche Beleuchtung eine caustische Linie. Kommt das Licht von b her (Fig. 102), so erscheint bei a die durch Brechung in der Hornhaut und wässerigen Feuchtigkeit entworfene caustische Linie. Man beobachtet nun, dass sich diese Linie bei der Accomodation für die Nähe dem Rand der Iris nähert, was auf ein Zurücktreten dieses Randes schliessen lässt*).

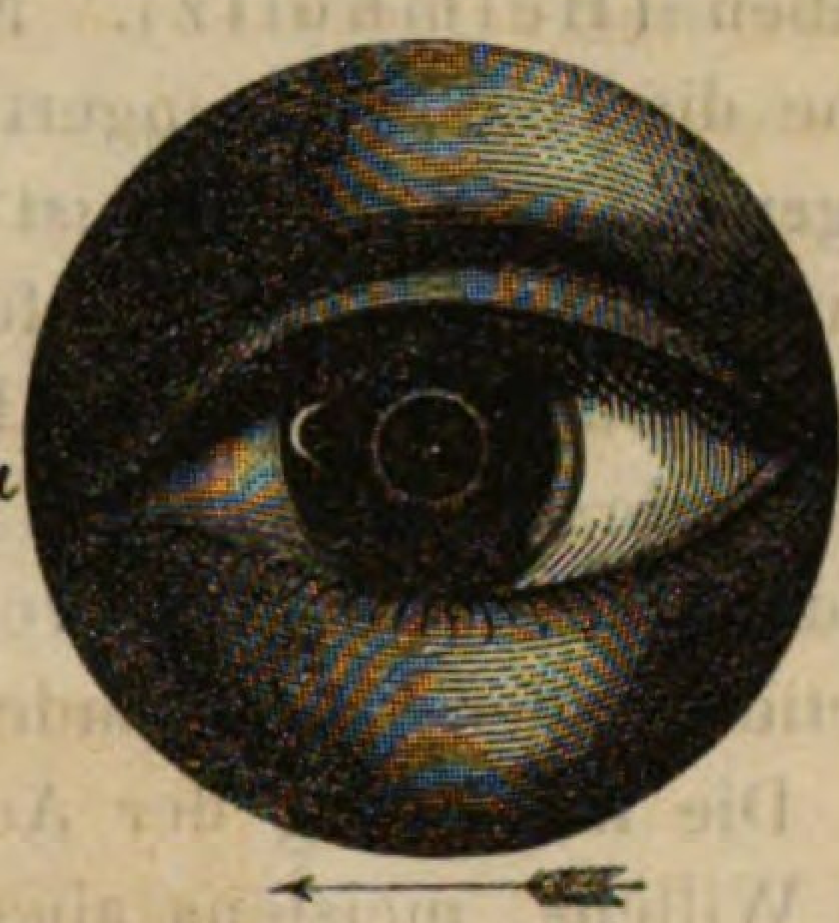


Fig. 102.

3) Adaptation für Lichtstärken. Muskelwirkung bei der Accomodation. Die muskulöse Blendung des Auges, die Iris, ist für Lichtreize äusserst empfindlich. Die Pupille verengert sich bei wachsender und erweitert sich bei abnehmender Lichtstärke. Diese Bewegungen haben die Bedeutung einer Adaptation für wechselnde Lichtintensitäten, indem sie entweder die Menge des auf die Netzhaut fallenden Lichtes durch Abblenden der Randstrahlen ermässigen oder, bei sinkender Lichtstärke, eine bedeutendere Lichtmenge zulassen. Die Adaptation für Lichtstärken ist auch bei der Accomodation für Nähe und Ferne von Bedeutung, da die Lichtstärke eines Objectes im Verhältniss des Quadrats seiner Entfernung abnimmt. Die Pupille verengert sich daher bei der Accomodation für die Nähe und erweitert sich bei der Accomodation für die Ferne, indem dort die Wirkung des Schliessmuskels, hier diejenige des Radialmuskels der Iris zum Uebergewicht kommt.

Die Veränderungen der Linsenflächen bei der Accomodation geschehen ebenfalls durch eine Muskelwirkung. Als hauptsächlichster Accomodationsmuskel ist wahrscheinlich der musc. tensor chorioideae zu betrachten, der sich einerseits an der Wand des Schlemm'schen Canals und anderseits am hintern Ende der Zonula Zinnii befestigt. Setzt man voraus, dass sich die Zonula während der Ruhe in einem gewissen Grad

*) Cramer, über das Accomodationsvermögen der Augen, übersetzt von Doden, Leer 1855. Helmholtz, physiologische Optik, und Archiv für Ophthalmologie Bd. 1. Knapp, ebend. Bd. 6.

von Spannung befinde, so wird bei der Zusammenziehung des genannten Muskels das hintere Ende der Zonula nach vorn gezogen und also die Spannung derselben vermindert werden (Fig 100). Die gespannte Zonula wird die Linse in ihrem Durchmesser von vorn nach hinten zusammendrücken, beim Aufhören dieses Drucks wird also dieser Durchmesser sich vergrössern, indem die vordere und hintere Fläche sich stärker wölben (Helmholtz). Nun wird ferner bei der Accomodation für die Nähe die Pupille verengert. Da aber die Iris schwach gegen die vordere Augenkammer gewölbt ist, so muss dieselbe bei ihrer Contraction einen sich auf den Glaskörper fortpflanzenden Druck ausüben, durch welchen die Wölbung der hintern Linsenfläche vermindert, diejenige der vordern aber wahrscheinlich noch vermehrt wird. In der That hat Cramer gefunden, dass sich das von der Linse entworfene Bild bei starken Contractionen der Iris verändert.

Die Bewegung der Accomodationsmuskeln steht unter dem Einfluss des Willens, meistens aber geschieht sie unwillkürlich, indem das Auge durch eine Reflexbeziehung, die zwischen dem Sehnerven und dem Accomodationsapparat zu bestehen scheint, der Entfernung in seinem Gesichtsfeld befindlicher Objecte sich anpasst. Die motorischen Nervenfasern, von welchen sowohl die Accomodations- wie die Adaptationsbewegungen abhängig sind, verlaufen theils im Sympathicus, theils im Oculomotorius und wahrscheinlich zum Theil auch im Trigeminus. Sie treten sämmtlich in das Ganglion ciliare und von diesem zur Iris und zum Tensor chorioideae. Der Radialmuskel wird durch den Sympathicus, der Kreismuskel durch den Oculomotorius und Trigeminus innervirt (Budge und Waller). Die Erregung der zwei letztgenannten Nerven sowie die Durchschneidung des Sympathicus bewirkt daher Verengerung, die Reizung des Sympathicus Erweiterung der Pupille. Wahrscheinlich fliesst durch jeden dieser Nerven der Iris ein gewisses Maass dauernder Innervation zu. Es scheint dies daraus hervorzugehen, dass die Pupillenweite wesentlich durch die Innervationszustände der Centralorgane bedingt ist. Bei der Paralyse der letztern ist die Pupille stark erweitert, bei centralen Reizungszuständen ist sie verengert. Beide Wirkungen beobachtet man successiv bei der Chloroformnarkose, im Anfang derselben wird die Pupille erweitert gefunden, erst später verengt sie sich (Dogiel). Man muss wohl annehmen, dass bei den Reizungszuständen des Centralorgans die Ursprungsstellen des Oculomotorius in Miterregung versetzt werden, während bei dessen partieller Lähmung die entgegengesetzte Wirkung des Sympathicus zum Uebergewicht kommt. Anderseits kann wahrscheinlich die bleibende Erweiterung der Pupille auch als Folge einer dauernden Reizung im Gebiet des Sympathicus sich einstellen.

Bei der automatischen sowohl wie bei der reflectorischen, durch Reizung der Sehnervenausbreitung eintretenden Erregung wird die Iris beider Augen stets gleichzeitig innervirt. Wenn z. B. ein Auge ge-

schlossen und dadurch verdunkelt wird, so erweitert sich auch die Pupille des andern, geöffneten Auges. Ebenso accomodiren sich beide Augen fast immer gleichzeitig auf dieselbe Entfernung. Nur durch anhaltende Uebung kann diese Verbindung gelöst werden, die auf einer nahen Verknüpfung der beiden Innervationscentren zu beruhen scheint. Das Centralorgan für den Sphincter der Pupille liegt, wie Flourens erwiesen hat, in den Vierhügeln, indem Reizung derselben Verengerung beider Pupillen bewirkt: hier hängt somit wahrscheinlich der nervus opticus einer jeden Seite mit dem Oculomotorius beider Seiten zusammen. Dagegen entspringen die Nervenfasern für den Radialmuskel nach Budge theils aus dem Rückenmark (zwischen dem 5. Hals- bis 6. Brustwirbel) theils aus dem verlängerten Mark: beide Fasergruppen treten in die Bahnen des Sympathicus, die letztgenannten in einem Verbindungsast des Hypoglossus zum oberen Halsganglion.

Ausser durch centrale Einflüsse kann die Erweiterung oder Verengerung der Pupille durch verschiedene directe Einwirkungen auf die Iris hervorgerufen werden; sie tritt in diesen Fällen regelmässig auch dann noch ein, wenn die Iris nach Durchschneidung ihrer Nerven vom Centralorgan getrennt ist. So entsteht Erweiterung der Pupille, wenn man die Elektroden eines reizenden Stroms nahe dem Hornhautrand applicirt, Verengerung dagegen, wenn man dieselben in geringer Entfernung von der Hornhautmitte aufsetzt; die erstere Wirkung ist ohne Zweifel durch die stärkere Erregung des Dilatators, die zweite durch überwiegende Erregung des Sphincters hervorgebracht (E. H. Weber). Verschiedene chemische Stoffe bewirken auf das Auge applicirt bald Erweiterung bald Verengerung der Pupille. Das wirksamste Mittel zur Erweiterung ist das Atropin Dasselbe scheint gleichzeitig den Dilatator zu erregen und den Sphincter zu lähmen; diese lähmende Wirkung erstreckt sich auch auf den Tensor chorioideae, das Auge wird daher auf längere Zeit unfähig zur Accomodation. Entgegengesetzt wirken das Extract der Calabarbohne und das Nicotin, welche die Pupille verengern und die Refraction der Linse erhöhen, also das Auge kurzsichtig machen. Wahrscheinlich beruht diese Wirkung auf einer Reizung des Sphincters und des Ciliarmuskels, vielleicht unter gleichzeitiger Lähmung des Erweiterers und des Tensor chorioideae.

Schon von Keppler wurde die Ursache der Accomodation in die Krystalllinse verlegt. Er selbst und Viele nach ihm nahmen aber ausschliesslich eine Ortsveränderung der Linse an. Meistens glaubte man, diese Ortsveränderung werde durch Zusammenziehungen des Ciliarkörpers hervorgebracht. Cramer bewies jedoch durch die genaue Beobachtung der von der Vorderfläche der Linse herrührenden Reflexbilder, dass keine Ortsveränderung sondern eine Formveränderung der Linse stattfindet. Diese wurde von C. auf die Contraction der Iris zurückgeführt, wodurch die gespannten Radialfasern auf die hinter ihnen liegenden Theile, den Rand der Linse und den Glaskörper, einen Druck ausüben sollen, welcher bewirke, dass der mittlere Theil der Linse durch die Pupille hervorzuquellen strebe. C. hat namentlich an frisch ausgeschnittenen Seehundsaugen, an welchen er mit dem Mikroskop die auf der hintern Fläche des Glaskörpers entworfenen Bilder beobachtete, den Einfluss der Iriscontraction beobachtet. Es ist aber möglich, dass hierbei eine gleichzeitige Erregung des Tensor chorioideae stattfand. Denn andere Beobachtungen beweisen, dass die Iriscontraction nicht

unerlässlich für die Accomodation ist. Man kann häufig wahrnehmen, dass die Verengerung der Pupille der Accomodation für die Nähe erst nachfolgt. Ohne also den Einfluss der Iris ganz leugnen zu wollen, können wir denselben doch jedenfalls nur als einen secundären statuiren. Es bleibt sonach allein entweder der Tensor chorioideae oder der Ciliarmuskel als wesentlicher Accomodationsmuskel übrig. Hier ist nun hervorzuheben, dass sich aus der Wirkung des Tensors am ehesten die Formänderungen der Linse ableiten lassen. Dem kann als directer Beweisgrund beigefügt werden, dass, wie Völckers und Hensen bei Hunden sahen, auf Reizung der Ciliarnerven die Linse sich wölbt, und dass diese Formänderung auch dann noch eintritt, wenn die Iris abgetragen und ein Theil der Ciliarfortsätze entfernt wurde. Hiermit sind die Annahmen von Donders und von Henke, welche dem Ciliarmuskel die wesentlichere Function bei der Accomodation zuschrieben, nicht wohl vereinbar. Bei der Einstellung für die Ferne erschlaffen einfach die Accomodationsmuskeln, eine active Muskelwirkung, wie sie früher von Manchen angenommen und von Th. Weber als negative Accomodation bezeichnet wurde, findet hierbei nicht statt.

Ueber die Zeitdauer der Accomodation haben Volkmann, Vierordt und Aeby Messungen angestellt, aus denen hervorgeht, dass diese Dauer wächst mit der Annäherung der fixirten Punkte. Die Accomodation erfolgt schneller von fern auf nahe als von nah auf ferne. So erforderte sie z. B. bei Aeby von 430 auf 115 Mm. beinahe 2 Secunden, in umgekehrter Richtung 1,2 Sec. Diese Zeiträume sind ziemlich beträchtlich, wie es dem Contractionsmodus des glatten Muskels entspricht. Noch länger dauert die Adaptation der Iris für Lichtstärken. Bei plötzlicher Verdunkelung des Auges sieht man zuerst schneller, dann immer langsamer die Pupille sich erweitern. Hierauf beruht jedenfalls zum Theil jene Zunahme des Sehvermögens, die nach kurzem Aufenthalt im Dunkeln sich einzustellen pflegt. Es sind aber auf diese Erscheinung ausserdem noch die Nachwirkungen der vorher stattgefundenen Lichteindrücke von Einfluss, mit deren Abklingen die Empfindlichkeit der Retina gemäss dem psycho-physischen Gesetze gesteigert werden muss (vgl. §. 190). Aubert hat die Gesammtheit der Erscheinungen, die beim Wechsel der Beleuchtung eintreten, als Adaptation bezeichnet. Um die hierbei stattfindenden Vorgänge klarer von einander zu trennen, ziehen wir es vor, jenen Ausdruck auf die Adaptationsbewegungen der Iris zu beschränken.

Die herrschende Erklärung der Irisbewegungen, die jede Erweiterung der Pupille einfach anf Contraction des Radialmuskels, jede Verengerung auf Contraction des Ringmuskels zurückführt, dürfte schwerlich vollständig genügen. Sowohl die Wirkung gewisser Gifte, wie des Atropins, als auch die Einflüsse centraler Innervationszustände auf die Pupillenweite, scheinen auf eine dauernde Innervation der Adaptations- und Accomodationsmuskeln hinzuweisen. Manche Erscheinungen werden ferner kaum anders als unter der Voraussetzung verständlich, dass neben den erregenden hemmende Vorrichtungen für jene Bewegungen existiren: so wird man z. B. die durch das Atropin erzeugte Lähmung des Accomodationsapparats, der keine Spur erregender Wirkung vorangeht, als eine Hemmungswirkung aufzufassen haben. Hiernach erscheinen die Iris- und Chorioideamuskeln als ein dem Herzen analoger Apparat, der unter dauernden erregenden und hemmenden Innervationen steht, und dessen jeweiliger Zustand von dem Verhältniss dieser Innervationen abhängt. Unter diesen Voraussetzungen könnten nun die Erscheinungen an der Iris auch vollständig aus der blossen Existenz eines

Sphincters der Pupille mit wechselndem Gleichgewichtszustand zwischen Erregung und Hemmung abgeleitet werden. Die von Grünhagen aufgeworfene Frage, ob beim Menschen und den Säugethieren ein Dilatator der Pupille existire, lässt sich daher überhaupt nur auf anatomischem Weg entscheiden. Die aus quergestreiften Fasern bestehende Vogeliris besitzt jedenfalls beide Muskeln.

Für die Annahme, dass die Accomodationsbewegungen zunächst auf reflectorischem Wege, durch Reizung der Retina und des nervus opticus, angeregt werden, fehlt der directe Beweis. Dagegen ist dieser Beweis für die von der Lichtstärke abhängigen Irisbewegungen geliefert. Lässt man durch eine Convexlinse gesammeltes Licht auf die Iris direct fallen, so bleibt der Pupillendurchmesser ungeändert. Dieser verengert sich aber rasch, sobald das Licht in die Pupille eindringt und also die Netzhaut trifft. Mayo sah nach Durchschneidung des nervus opticus bei Reizung des centralen Nervenstumpfes die Pupillenverengerung eintreten. Diese blieb aber aus, sobald der Oculomotorius durchschnitten war *).

§. 184. Farbenzerstreuung im Auge.

Obgleich beim gewöhnlichen Sehen die Farbenzerstreuung kaum sich merklich macht, so ist das Auge doch keineswegs achromatisch: es kann niemals vollkommen genau gleichzeitig für alle Strahlen des Spectrums accomodirt sein, sondern es besitzt für Strahlen verschiedener Brechbarkeit verschiedene Sehweiten. Man kann sich von dieser Thatsache überzeugen, wenn man durch die punktförmige Oeffnung eines dunkeln Schirms successiv verschiedenfarbiges Licht fallen lässt und die Entfernung aufsucht, in welcher jedesmal die Oeffnung noch punktförmig gesehen, die betreffende Farbe also auf der Netzhaut vereinigt wird. Man beobachtet dann, dass diese Vereinigung für rothes Licht in weit grösserer Entfernung möglich ist als für violettes Licht. Lässt man daher rothes und violettes Licht mit einander gemischt durch die enge Oeffnung des Schirms fallen, indem man ein purpurrothes Glas, das nur rothe und violette Strahlen durchlässt, hinter derselben aufstellt, so erscheint die Oeffnung niemals punktförmig, sondern in grösserer Entfernung ist ein rother Punkt von einem violetten Zerstreuungskreis und in kleinerer Entfernung ein violetter Punkt von einem rothen Zerstreuungskreis umgeben: dort werden die rothen Strahlen auf der Netzhaut und daher die violetten als die brechbareren vor derselben vereinigt, hier werden die violetten Strahlen auf der Netzhaut und daher die rothen als die minder brechbaren hinter derselben vereinigt. Zwischen beiden Distanzen liegt eine Strecke, wobei der Lichtpunkt verbreitert aber einfarbig purpurroth er-

*) Cramer, Helmholtz, a. a. O. Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinnesw., 3. Abh. Budge, die Bewegung der Iris, Braunschweig 1855. Robertson, the calabar bean, Edinb. med journ., 1863. Dogiel, Archiv f. Anat. u. Phys. 1866. Hensen und Völckers, med Centralblatt 1866. Mayo, journal de physiologie, par Magendie t. III.

scheint, indem hier die Zerstreuungskreise der violetten und rothen Strahlen sich decken. Wenn von dem leuchtenden Punkt nicht blos rothes und violettes sondern aus allen Farben zusammengesetztes weisses Licht ausgeht, so sind die Erscheinungen der Farbenzerstreuung weit weniger auffallend, denn nun decken sich zum Theil die Zerstreuungskreise der einzelnen Farben, und es erscheint daher um das weisse Feld nur ein weisslich violetter oder weisslich rother Saum, der, weil er sich sehr wenig von dem Weiss des Grundes unterscheidet, leicht übersehen wird.

Die Farbenzerstreuung im menschlichen Auge ist geringer als in einem ähnlichen aus Gläsern zusammengesetzten System. Nach Matthiessen beträgt der Abstand des Brennpunkts der rothen vom Brennpunkt der violetten Strahlen 0,58 bis 0,62 Mm., und nach Helmholtz berechnet sich für das reducirte Auge Listing's die Brennweite für Roth zu 20,524, für Violett zu 20,140 Mm. Diese geringe Farbenzerstreuung durch das optische System des Auges beruht darauf, dass die einzelnen durchsichtigen Medien desselben nur ein wenig grösseres Dispersionsvermögen als das destillirte Wasser besitzen.

Genauere Messungen der Farbenzerstreuung hat zuerst Fraunhofer ausgeführt. Matthiessen verfuhr so, dass er den kürzesten Abstand mass, in welchem eine Glastheilung deutlich gesehen werden konnte, wenn sie abwechselnd mit rothem und mit violettem Licht erleuchtet wurde. Der Unterschied war der Unterschied der Sehweite für rothes und für violettes Licht. In einem Auge, dessen brechende Medien aus destillirtem Wasser bestünden, würde nach Matthiessen der Abstand des violetten vom rothen Brennpunkt 0,434 Mm betragen, also nur wenig geringer sein als im wirklichen Auge *).

§. 185. Monochromatische Abweichungen und Irradiation.

Die monochromatischen Abweichungen des Auges bestehen darin, dass Strahlen einfarbigen Lichts, welche von einem Objectpunkte ausgehen, nach der Brechung nicht wieder in einem einzigen Punkte sich schneiden. Die monochromatischen Abweichungen des Auges unterscheiden sich von der sphärischen Abweichung genau geschliffener Glaslinsen dadurch, dass sie nicht symmetrisch um eine Axe sind, sondern dass die Strahlen eines homocentrischen Strahlenbüschels nicht nur in den verschiedenen Meridianen des Auges sondern auch in den Abschnitten eines und desselben Meridians in verschiedenen Entfernungen zur Vereinigung kommen. Wenn man daher einen kleinen leuchtenden Punkt (z. B. eine feine Oeffnung in einem dunkeln Schirm) betrachtet, während das Auge nicht auf penselben accomodirt ist, so wird nicht ein kreis-

*) Helmholtz a. a. O. Matthiessen, Poggendorff's Annalen der Physik, Bd. 71.

förmiges Zerstreuungsbild, sondern eine unregelmässig strahlige Figur gesehen, die in beiden Augen und für verschiedene Meridiane eines Auges verschieden ist. Diese Figur ist, wenn sich der Punkt in grösserer Entfernung befindet, als die Accomodationsdistanz beträgt, mehr in die Länge, wenn sich der Punkt in grösserer Nähe befindet, mehr in die Breite gezogen. Bei sehr beträchtlicher Lichtintensität des Punktes bleibt das strahlige Aussehen selbst in der Accomodationsdistanz. Ein bekanntes Beispiel der Strahlenfigur bieten die Sterne dar. Da bei weitem die meisten Augen nicht für unendliche Ferne accomodirt werden können, so erscheinen die Sterne gewöhnlich als in die Länge gezogene strahlige Bilder. Eine weitere Abweichung, die hierher gehört, besteht darin, dass das Auge niemals gleichzeitig für horizontale und für verticale Linien accomodirt ist. Das Auge ist mehr für die Ferne accomodirt, wenn es horizontale, mehr für die Nähe, wenn es verticale Linien in gleicher Distanz vom Auge betrachten will. Man muss daher eine verticale Linie weiter vom Auge entfernen als eine horizontale, wenn man sie beide gleichzeitig deutlich sehen will.

Die Ursachen der monochromatischen Abweichungen sind im Einzelnen noch wenig ermittelt. Im Ganzen kann das Auge theils durch Unregelmässigkeiten der brechenden Oberflächen zu Abweichungen Veranlassung geben, die der sphärischen Aberration der Glaslinsen entsprechen, theils aber auch durch Ungleichmässigkeiten in der Beschaffenheit der durchsichtigen Medien Verzerrungen der Bilder veranlassen. Die ungleiche Accomodation für verticale und horizontale Distanzen ist eine Abweichung ersterer Art, da sie in der Asymmetrie der verticalen und horizontalen Meridiane der brechenden Flächen ihre Ursache hat. Die strahligen Figuren leuchtender Punkte dagegen sind wohl den Abweichungen der zweiten Art zuzuzählen, man vermuthet insbesondere, dass sie in dem strahligen Bau der Linse ihren Grund haben.

Wie die Sterne und andere leuchtende Punkte strahlige Figuren, so entwerfen feine Lichtlinien schwächere Doppelbilder. Hierher gehören die mehrfachen Bilder, welche die meisten Augen von den Hörnern der Mondssichel sehen. Nicht zu verwechseln mit diesen durch Unregelmässigkeiten der brechenden Mittel bedingten Figuren sind die ihnen ähnlichen strahligen Zerstreuungsbilder, welche durch Befeuchtung der Hornhaut mit Thränen entstehen, sowie die Diffractionsbilder, welche durch Unregelmässigkeiten des Randes der Pupille bedingt sind. Die letzteren unterscheiden sich von Zerstreuungsbildern wesentlich dadurch, dass diese beim Verdecken der Pupille von einer Seite her nach und nach auf einer Seite verschwinden, während Diffractionsstrahlen meistens nach allen Richtungen hin sich erstrecken, so dass, wenn man einen Theil der Pupille bedeckt, hier alle Theile der Figur mehr oder weniger gestört werden. Die ungleiche Accomodation für verticale und horizontale Linien ist zuerst von A. Fick beobachtet worden. Nach ihm ist das unbefangen blickende Auge meistens für Verticallinien accomodirt. Der Brennpunkt für horizontale Strahlen liegt nach Fick 0,035 Mm., nach Helmholtz 0,094 Mm. hinter dem Brennpunkt für verticale Strahlen, eine

Abweichung, die beträchtlich kleiner ist als die des Brennpunktes für rothe und für violette Strahlen.

Wenn bei höheren Graden der Asymmetrie der brechenden Flächen die Deutlichkeit des Sehens merklich gestört wird, so bezeichnet man diese Anomalie als Astigmatismus. Je nach der Verschiedenheit der Brechungszustände des verticalen und horizontalen Meridians unterscheidet man verschiedene Formen von Astigmatismus. Bald ist nämlich das Auge im einen Meridian normalsichtig, im andern kurz- oder übersichtig, bald sind beide Meridiane ungleich kurzsichtig oder ungleich übersichtig, bald endlich ist der eine Meridian kurzsichtig, der andere übersichtig. Den Grad des Astigmatismus bemisst Donders nach dem Unterschied des Refractionszustandes beider Hauptmeridiane in derselben Weise wie nach §. 183 die Accomodationsbreite, d. h. er drückt den Astigmatismus in der Brennweite einer Linse aus, welche die Brechkraft des einen Meridians derjenigen des andern gleich bringen würde. Man erkennt den Astigmatismus am einfachsten an der Form des Zerstreuungskreises, welchen ein Lichtpunkt bildet. Der Lichtpunkt erscheint immer in einer Richtung zur Linie verbreitet, und aus der Veränderung, welche hierin Convex- oder Concavgläser hervorbringen, kann man leicht die Art des Astigmatismus bestimmen. Zur Aufhebung des Astigmatismus bedient man sich der so genannten Cylinderbrillen, es sind dies Convex- oder Concavlinsen, die in der einen Richtung stärker als in der andern gekrümmt sind*).

Als eine Folgeerscheinung der monochromatischen Abweichungen des Auges ist die Irradiation zu betrachten, insofern dieselbe im gut accomodirten Auge stattfindet. Die Irradiation besteht darin, dass stark beleuchtete helle Flächen grösser erscheinen als sie wirklich sind, während die benachbarten dunkeln Flächen um ebenso viel kleiner aussehen. Hat man z. B. neben einander ein weisses Quadrat auf schwarzem Grunde und ein gleich grosses schwarzes Quadrat auf weissem Grunde, so erscheint das erstere viel grösser als das letztere. Bekannt ist, dass in hellen Handschuhen oder Schuhen die Hände oder Füsse grösser als in dunkeln aussehen. Schiebt man die Kante eines dunkeln Lineals so vor eine Lichtflamme, dass diese zur Hälfte verdeckt wird, so scheint das Lineal an der Stelle, wo es von der Flamme begrenzt ist, einen Ausschnitt zu haben. Die Irradiationserscheinungen sind am auffallendsten, wenn das Auge nicht genau für den Gegenstand accomodirt ist. Dies erklärt sich daraus, dass dann die Zerstreuungskreise des hellen Gegenstandes über seine dunkle Umgebung greifen und ihn so auf Kosten dieser vergrössert erscheinen lassen. Die Irradiation wird daher bei scharfer Accomodation vermindert, aber sie wird nicht ganz aufgehoben, indem sich wegen der monochromatischen Abweichungen auch im accomodirten Auge noch kleine Zerstreuungskreise bilden.

*) Volkmann, Art. Sehen. A. Fick, Zeitschr. f. rat. Med. n. F. Bd. 2 und Bd. 5. Donders, Astigmatismus und cylindrische Gläser, Berlin 1862. Knapp, Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 8.

Die Irradiation ist schon seit langer Zeit bekannt. Von Keppler wurde sie auf mangelhafte Accomodation bezogen. Plateau verwarf diese Erklärung, da er auch eine Irradiation bei richtiger Sehweite wahrnahm, er betrachtete die Irradiation als eine Art Mitempfindung. Diese Meinung bekämpfte Welcker, indem er zu Keppler's Ansicht zurückkehrte. Helmholtz hat dann darauf hingewiesen, dass die monochromatischen Abweichungen auch bei vollkommen accomodirtem Auge Irradiationserscheinungen erklärlich machen. Dass wir die Zerstreuungskreise hierbei nicht als graue Ränder um die weissen Objecte, sondern vielmehr diese unmittelbar dadurch vergrössert sehen, erklärt sich aus dem psychophysischen Gesetze, nach welchem kleinere Helligkeitsunterschiede namentlich bei intensiver Beleuchtung unserer Empfindung entgehen. (Vergl. §. 175 u. 190). Endlich hat noch Volkmann auf Erscheinungen hingewiesen, die sich gerade entgegengesetzt den gewöhnlichen Irradiationserscheinungen verhalten, indem dabei nicht ein helles sondern ein dunkles Object vergrössert erscheint. Betrachtet man z. B. schwarze Fäden auf hellem Grunde, so werden dieselben für breiter gehalten als sie sind. Auch diese Erscheinung hat in den Zerstreuungskreisen ihre Ursache, nur wird dabei offenbar ein Theil des grauen Zerstreuungskreises noch mit zu dem dunkeln Object gerechnet Es ergibt sich aus diesen und andern Beobachtungen, dass ein psychologischer Factor bei der Irradiation nicht zu übersehen ist. Bei der Feststellung der Grenze zwischen zwei ungleich hellen Feldern kommt es darauf an, welches derselben auf die Seele den vorwiegenden Eindruck macht, dieses erscheint dann immer durch Hinzurechnung des Zerstreuungskreises vergrössert. Gewöhnlich prädominirt das Helle als solches, daher in den meisten Fällen die Irradiation des Hellen (positive Irradiation); es nimmt aber ausserdem auch das abgegrenzte Object gegenüber seiner Umgebung die vorwiegende Aufmerksamkeit in Anspruch; wo der letztere Einfluss überwiegt und zugleich das Object dunkel ist, kommt daher die Irradiation des Dunkeln zur Erscheinung (negative Irradiation) *).

§. 186. Die entoptischen Erscheinungen.

An diejenigen Ungenauigkeiten der Netzhautbilder, welche durch die Farbenzerstreuung und die monochromatischen Abweichungen entstehen, schliessen wir am zweckmässigsten eine Reihe von Erscheinungen an, die sämmtlich in kleinen dunklen Körpern, welche sich in den brechenden Medien des Auges befinden, ihre nachweisbare Ursache haben. Diese dunkeln Körper werfen, wenn das Innere des Auges in der geeigneten Weise beleuchtet wird, ihre Schatten auf die Netzhaut. Das Auge kann demnach sämmtliche undurchsichtige Theile, die vor der Netzhaut liegen, in ihrem mehr oder weniger deutlichen Schattenbild auf der Netzhaut wahrnehmen. Aus diesem Grunde bezeichnet man auch die genannten Erscheinungen als entoptische Wahrnehmungen.

*) Plateau, Poggendorff's Annalen, Ergänzungsbd. 1, 1838. Fechner, ebend. Bd. 50. Welcker, über Irradiation, Giessen 1852. Helmholtz, physiolog. Optik. Volkmann, Ber. der sächs. Ges. 1857, und physiolog. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1. Heft, Leipzig 1863.

Die entoptischen Erscheinungen können in der Hornhaut, in der Linse oder im Glaskörper ihren Sitz haben, oder sie können von den vor der lichtempfindenden Schichte der Netzhaut liegenden Gefässen dieser Membran herrühren. Auf der *Hornhaut* entstehen zuweilen durch Benetzung mit Thränenfeuchtigkeit oder Augensalbe sowie durch Runzelungen der Conjunctiva kreis-, stern- oder unregelmässig wellenförmige Flecke. Die *Linse* ist der Sitz sehr mannigfaltiger entoptischer Objecte. So rühren nach *Listing* glänzend helle Flecken mit dunklem Rand, unregelmässig dunkle Flecken im entoptischen Gesichtsfeld von der Linse her. Dunkle radiale Linien sind wohl Andeutungen des strahligen Baues der Linse. Ein unregelmässiger Stern aus lichten Streifen rührt wahrscheinlich von der noch im Fötalzustand erfolgenden Trennung der vorderen Kapselmembran von der Innenseite der Hornhaut her. Die entoptischen Objecte des *Glaskörpers* zeichnen sich fast sämmtlich durch ihre *Beweglichkeit* aus, daher man sie auch als *fliegende Mücken* (mouches volantes) bezeichnet. Sie erscheinen in den verschiedensten Formen, theils als vereinzelte oder zusammengruppirte Kreise mit hellem Centrum, theils als unregelmässige Gruppen feiner Kügelchen, theils als Perlenschnüre u. s. w. Die fliegenden Mücken zeigen sowohl eine scheinbare als eine wirkliche Bewegung. Scheinbar ist diejenige Bewegung, welche die Bewegung des Auges begleitet. Es fliegt dabei die entoptische Erscheinung vor dem Fixationspunkte her, ohne je von ihm erreicht werden zu können. Eine wirkliche Bewegung beobachtet man, wenn man nach vorheriger Bewegung des Auges plötzlich den Blick fixirt, man sieht dann das entoptische Object seine Bewegung noch eine kurze Zeit mit verlangsamter Geschwindigkeit fortsetzen.

Um die angeführten entoptischen Objecte wahrnehmbar zu machen, muss man nahe vor dem Auge einen hellleuchtenden Punkt anbringen, dadurch werden die Schatten, die jene Objecte auf der Netzhaut entwerfen, ziemlich gross und scharf gezeichnet. Denn befindet sich (Fig 103) der leuchtende Punkt a genau im vordern Brennpunkt, fällt also das Licht parallel auf die Netzhaut, so ist der auf der Netzhaut entworfene Schatten β genau ebenso gross wie das entoptische Object b, befindet sich das Licht noch näher als der Brennpunkt (bei c), so ist der Schatten grösser als das Object, in grösserer Ferne dagegen wird er immer kleiner und zuletzt verschwindend klein. Es ergibt sich dies unmittelbar aus dem in Fig. 103 angedeuteten Verlauf der Randstrahlen, wobei die drei angeführten Fälle durch ausgezogene, gestrichelte und punktirte Linien unterschieden sind. Daher kommt es, dass man ohne besondere Hülfsmittel höchstens die entoptischen Objecte des Glaskörpers, die sich sehr nahe vor der Netzhaut befinden, wahrnimmt. Um die andern wahrnehmbar zu machen, benützt man am zweckmässigsten eine Sammellinse von kleiner Brennweite, vor der man in einiger Entfernung eine Lichtflamme aufstellt, und lässt das von ihr gesammelte Licht durch

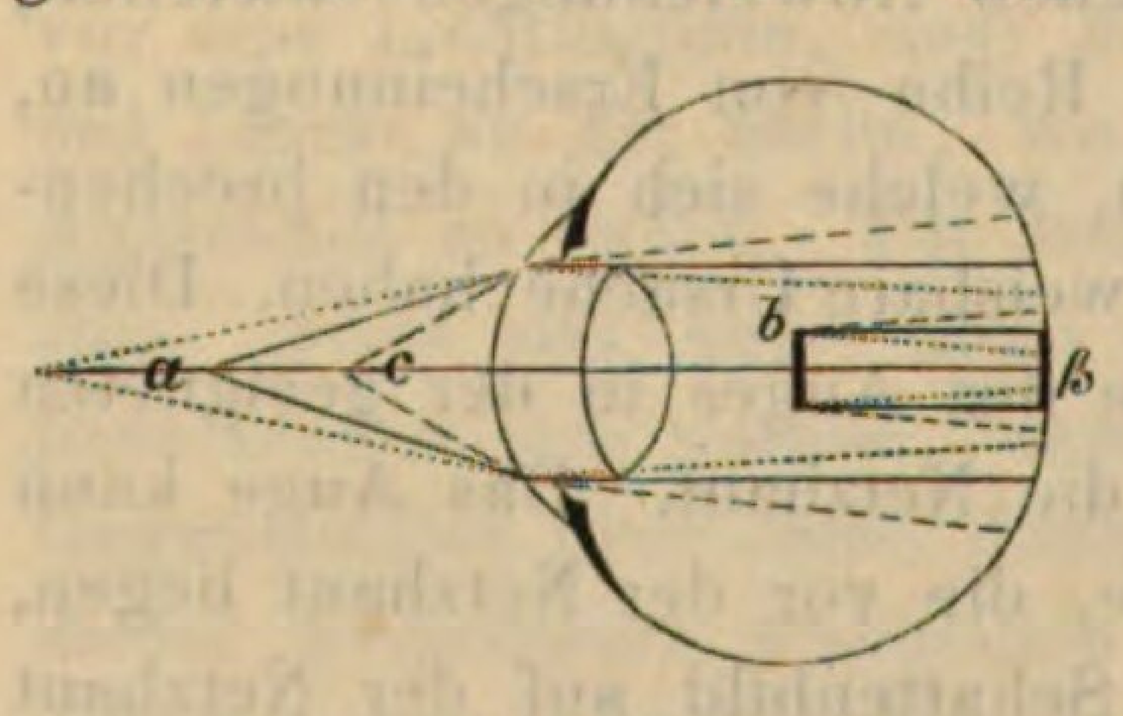


Fig. 103.

die feine Oeffnung eines dunkeln Schirms fallen. Wird das Auge dieser Oeffnung sehr genähert, so erscheint nun das vom Rand der Iris begrenzte entoptische Gesichtsfeld. Wenn das Auge seine Stellung zu der Lichtquelle verändert, so verändern auch, entsprechend der Bewegung der Schatten auf der Netzhaut, die entoptischen Objecte im Gesichtsfeld ihren Ort. Listing hat diese Bewegung die relative entoptische Parallaxe genannt und sie zur Bestimmung des Orts der entoptischen Objecte im Auge benützt. Er nennt sie positiv, wenn der Schatten sich in gleichem Sinn wie der Visirpunkt bewegt, negativ im entgegengesetzten Fall. Die Parallaxe ist null für Objecte, die in der Ebene der Pupille liegen, positiv für Objecte hinter der Pupille, negativ für Objecte vor der Pupille. Für Objecte, welche der Netzhaut sehr nahe liegen, ist die Verschiebung der Schatten fast ebenso gross als die des Visirpunktes, so dass sie den Bewegungen desselben überallhin folgen. Listing wies nach, dass die von der Linse herrührenden entoptischen Figuren leicht aus der Structur derselben sich ableiten lassen, Doncan zeigte die Uebereinstimmung der entoptischen Figuren des Glaskörpers mit mikroskopischen Formen desselben*).

Die entoptische Wahrnehmung der Netzhautgefässe oder die Aderfigur entsteht, wenn man die Netzhaut auf eine ungewöhnliche Weise entweder von der Seite oder bei fortwährender Bewegung der Lichtquelle erleuchtet. Es erscheint dann ein Gefässbaum im Gesichtsfeld, der vollkommen demjenigen, welcher durch Injection der Netzhautgefässe dargestellt oder mittelst des Augenspiegels wahrgenommen werden kann, gleicht. Die Aderfigur entsteht daher offenbar durch den Schatten, welchen die Gefässe der Netzhaut auf dieser entwerfen. Entsprechend der Bewegung, welche dieser Gefässschatten erfahren muss, beobachtet man bei jeder Bewegung der Lichtquelle auch eine Bewegung der Aderfigur. In der Mitte der letzteren sieht man zuweilen eine helle Scheibe mit einem halbmondförmigen Schatten, wahrscheinlich dem Schatten der Netzhautgrube.

Purkinje, der zuerst die Aderfigur beobachtete, hat drei Methoden zur Hervorrufung derselben angegeben. Man sammelt entweder mittelst einer Convexlinse Licht auf dem äussersten Theil der Sclerotica, während man den Blick auf einen dunkeln Hintergrund richtet: es erscheint dann in dem hellerleuchteten Gesichtsfeld die dunkle Gefässfigur. Oder man bewegt eine Kerzenflamme nahe vor dem Auge im Kreise herum. Oder endlich man führt eine in ein Kartenblatt gestochene feine Oeffnung vor der Pupille hin und her, während man gegen den lichten Himmel blickt. Bei der ersten Methode, welche die Gefässverzweigung am schönsten zeigt, wird unmittelbar durch das seitlich in die Sclerotica eindringende Licht der Gefässschatten entworfen. Bewegt man daher das Licht, so bewegt sich der Gefässschatten scheinbar in der nämlichen Richtung, denn wenn b sich nach a bewegt (Fig. 104), so bewegt sich gleichzeitig der Schaften β nach α oder im Gesichtsfeld in der Richtung von B nach A. Bei den zwei letzten Methoden wird dagegen zunächst das Bild des Lichtes a′ nach der Richtung der

*) Listing, Beitrag zur physiologischen Optik, Göttingen 1845. Doncan, de corporis vitrei structura, dissert. 1854.

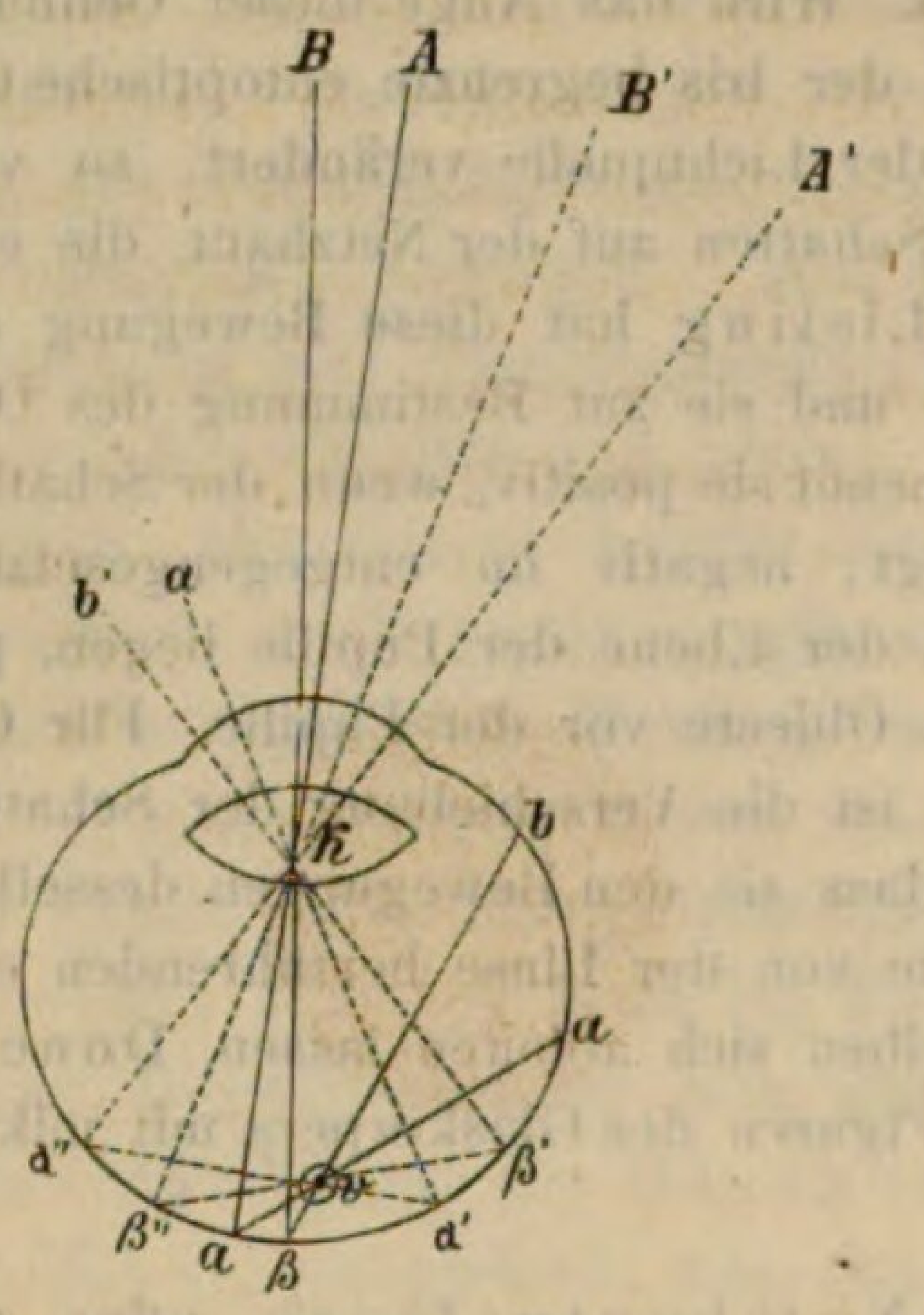


Fig. 104.

unterbrochenen Linie in α' entworfen und von dort reflectirt, so dass der Schatten nach α'' fällt, bewegt sich a' nach b', so geht gleichzeitig α' nach β' und α'' nach β'' oder A' nach B'; es bewegt sich also auch hier das Bild des Schattens scheinbar in gleichem Sinn wie die Lichtquelle. Wenn dagegen a' sich senkrecht gegen die Ebene der Zeichnung bewegt, so verhält es sich umgekehrt: hebt sich a' über diese Ebene, so geht α' unter, α'' wieder über und endlich A' noch einmal unter dieselbe; hier scheint sich also der Schatten in der entgegengesetzten Richtung zu bewegen als die Lichtquelle. — Die hier ausgeführte Theorie der entoptischen Erscheinung der Aderfigur hat H. Müller gegeben. Zugleich ist von ihm die Bewegung des Gefässschattens zur Bestimmung des Ortes der lichtpercipirenden Schichte der Netzhaut verwendet worden, worauf wir später (in §. 187) zurückkommen werden*).

B. Licht- und Farbenempfindungen.

§. 187. Die lichtempfindenden Elemente der Netzhaut.

Von den in §. 179 aufgeführten Schichten der Netzhaut ist es allein die Schichte der Zapfen und Stäbchen, welche unter gewöhnlichen Verhältnissen auf äussere Reize Empfindungen vermittelt, insbesondere ist sie ausschliesslich zur Erregung durch objectives Licht befähigt. Die Fasern des Sehnerven können durch die allgemeinen Nervenreize (mechanische, chemische, elektrische Reize), nicht aber durch das Licht erregt werden. Dafür dass ausschliesslich die Zapfen- und Stäbchenschichte gegen Lichtreize empfänglich ist, gibt es folgende Beweise:

1) Diejenige Stelle der Netzhaut, an welcher die Stäbchen- und Zapfenschichte fehlt, die Eintrittsstelle des Sehnerven, ist gegen Licht unempfindlich. Es wird daher diese Stelle auch als der blinde Fleck der Netzhaut bezeichnet. Dieser Fleck liegt, dem Lageverhältniss des Sehnerveneintritts entsprechend, nach innen vom gelben Fleck, er bringt daher (wegen der Umkehr der Bilder) äussere Objecte zum Verschwinden, wenn diese nach aussen vom fixirten Punkte gelegen sind. Der

*) Purkinje, Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne, Bd. 1, Prag 1819. H. Müller, Verhandlungen der physikal.-med. Ges. zu Würzburg, Bd. 4.

blinde Fleck, der die Gestalt einer unregelmässigen Ellipse hat, umfasst in seinem horizontalen Durchmesser einen Gesichtswinkel von ungefähr 6°, es könnte auf ihm ein 6 bis 7 Fuss entferntes menschliches Angesicht oder eine Reihe von 11 Vollmonden neben einander verschwinden.

Um sich von der Existenz des blinden Flecks zu überzeugen, schliesse man das linke Auge, fixire dann mit dem rechten das Kreuzchen in Fig. 105, und

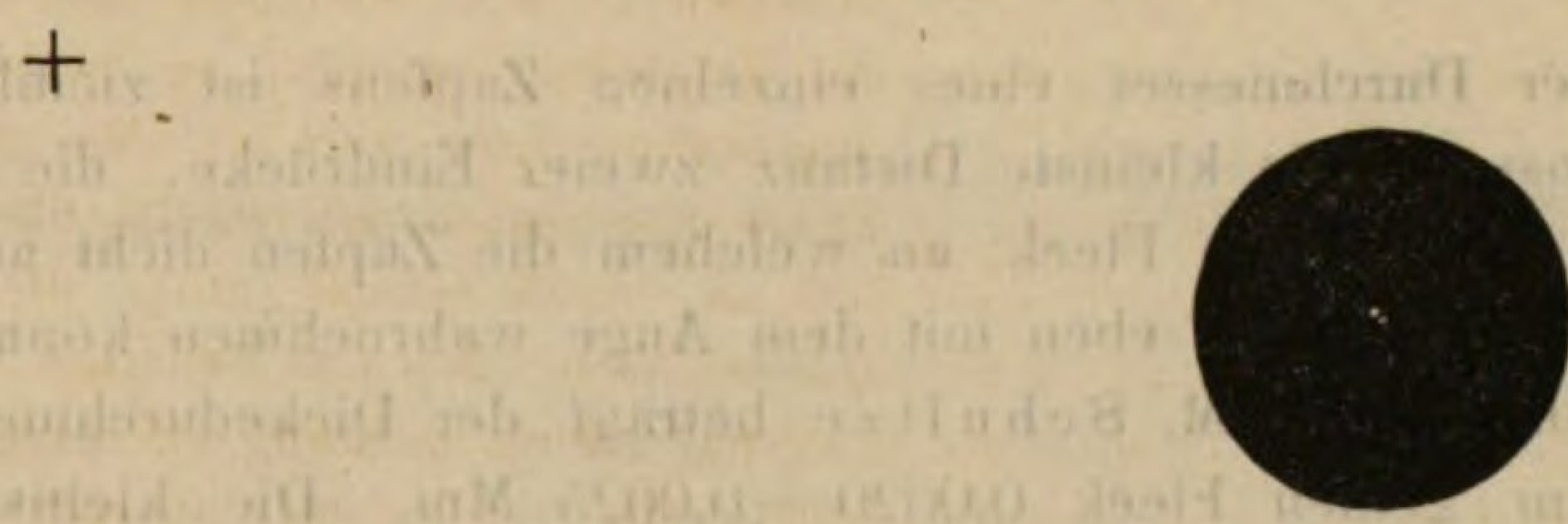


Fig. 105.

bringe das Buch in eine Entfernung von etwa 1 Fuss vom Auge: es wird dann bei einer gewissen Stellung des Kopfs der schwarze Kreis rechts gänzlich verschwinden und der weisse Grund ohne Lücke erscheinen. Durch Versuche dieser Art ist der blinde Fleck schon von Mariotte entdeckt worden. Dieser schloss daraus, dass die Aderhaut die lichtempfindende Membran sei, weil sie und nicht die Netzhaut am blinden Fleck fehlt. Obgleich diese Ansicht bald von den meisten Physiologen aufgegeben wurde, so haben doch erst die neuesten mikroskopischen Untersuchungen der Netzhaut als richtigen Grund für die Unempfindlichkeit des blinden Flecks das Fehlen der Stäbchen- und Zapfenschichte ergeben. Der wahre Durchmesser des blinden Flecks ist aus dem Gesichtswinkel, den derselbe im Sehfeld einnimmt, von Helmholtz zu 1,5 bis 1,8 Mm., sein Abstand von der Mitte des gelben Flecks zu 4,35 Mm. berechnet worden. Dies stimmt nahe genug mit den von E. H. Weber an Leichen ausgeführten Messungen, wornach der Durchmesser der Eintrittsstelle des Sehnerven 1,7 bis 2,1 Mm., der Abstand seiner Mitte von der Mitte des gelben Flecks 4,05 Mm. beträgt.

Einen noch directeren Beweis dafür, dass die Eintrittsstelle des Sehnerven der blinde Fleck ist, hat Donders beigebracht. Er warf mittelst des Augenspiegels das Licht einer entfernt stehenden Flamme in das Auge des Beobachteten. Dieser hatte, so lange das Flammenbildchen auf die Eintrittsstelle des Sehnerven fiel, keine Lichtempfindung, während dieselbe im Moment entstand, wo jenes Bild auf eine andere Stelle der Netzhaut trat.

2) Die Vorstellungen, die wir durch den Gesichtssinn von den äusseren Gegenständen empfangen, lassen darauf schliessen, dass die lichtpercipirenden Elemente continuirlich in einer Fläche neben einander geordnet sind. Dieser Forderung entsprechen aber unter allen Elementen der Netzhaut vorzugsweise die mosaikartig angeordneten Stäbchen und Zapfen.

3) Die Möglichkeit, den Schatten der in der Schichte der Sehnervenfasern befindlichen Netzhautgefässe wahrzunehmen, beweist, dass die lichtempfindenden Organe in den tieferen Schichten der Netzhaut liegen. Aus der Grösse der Bewegung, welche der entoptisch wahrgenommene Schatten dieser Gefässe macht, wenn die Lichtquelle um eine bestimmte

Grösse bewegt wird, lässt sich aber unmittelbar auf die Entfernung schliessen, um welche die den Schatten empfindende Schichte hinter den beschattenden Gefässen gelegen ist. Nach den Beobachtungen von H. Müller beträgt diese Entfernung zwischen 0,17 und 0,36 Mm. Etwa dieselbe Zahl (0,2 bis 0,3 Mm.) erhält man nun bei directer Messung der Entfernung der Stäbchen- und Zapfenschichte von den Gefässen der Netzhaut.

4) Der Durchmesser eines einzelnen Zapfens ist ziemlich genau ebenso gross als die kleinste Distanz zweier Eindrücke, die wir beim Sehen mit dem gelben Fleck, an welchem die Zapfen dicht an einander gedrängt stehen, noch eben mit dem Auge wahrnehmen können. Nach den Messungen von M. Schultze beträgt der Dickedurchmesser eines Zapfens am gelben Fleck 0,0020 — 0,0025 Mm. Die kleinste Distanz eines Netzhautbildes, innerhalb welcher noch zwei Eindrücke geschieden werden können, bleibt nach den nahe übereinstimmenden Messungen von E. H. Weber, Helmholtz u. A. noch ziemlich weit unter dieser Grösse, sie beträgt 0,0043—0,0054 Mm. Wie Volkmann ermittelt hat, kann durch anhaltende Uebung diese Distanz noch weiter, bis zu 0,0030 Mm., verringert werden, so dass wohl angenommen werden darf, sie nähere sich dem kleinsten Zapfendurchmesser. Auf den Seitentheilen der Netzhaut ist die Unterscheidungsfähigkeit viel geringer, sie nimmt um so mehr ab, je weiter man sich vom Netzhautcentrum entfernt. Man nennt daher auch allein dasjenige Sehen, wobei sich die Bilder auf dem gelben Fleck abbilden, das directe Sehen, während man das Sehen mit den Seitentheilen der Netzhaut als indirectes Sehen bezeichnet. Nach Aubert und Förster geschieht die Abnahme der Unterscheidungsfähigkeit verschieden schnell nach den verschiedenen Richtungen, am schnellsten nach oben und unten, am langsamsten nach aussen.

Zur Bestimmung der kleinsten zu unterscheidenden Distanzen benützt man zwei weisse parallele Linien auf dunklem oder dunkle Linien auf hellem Grunde. Man entfernt sich so weit, bis die beiden Linien in eine verschmelzen, aus der zurückgelegten Entfernung und der Distanz der beiden Linien ergibt sich der Gesichtswinkel, die diesem entsprechende Grösse des Netzhautbildchens ist nach §. 182 zu berechnen. Die so von den verschiedensten Beobachtern gewonnenen Werthe des kleinsten Gesichtswinkels schwanken fast zwischen 50 und 150, die meisten Messungen halten sich zwischen 60 und 90 Secunden. In Listing's schematischem Auge entspricht aber einem Gesichtswinkel von 60″ eine Distanz der Netzhautbildchen von 0,00438 Mm., einem Gesichtswinkel von 73″ eine Distanz von 0,00526 Mm.

Aubert und Förster stellten ihre Versuche so an, dass sie fest einen Punkt fixirten, dann in die Seitentheile des Gesichtsfeldes eine weisse Karte mit zwei schwarzen Punkten brachten und so lange verschoben, bis diese Punkte in einen verschmolzen. Dann wurden die Stellen des Gesichtsfeldes notirt, wo bei einer gegebenen Distanz der zwei Punkte die Verschmelzung stattgefunden hatte, und dieser Versuch wurde bei verschiedenen Distanzen der Punkte angestellt. In einer zweiten Versuchsreihe wurden Buchstaben oder Zahlen in das Gebiet des

indirecten Sehens gebracht und für die veschiedenen Stellen des Gesichtsfeldes die Grössen bestimmt, welche diese Buchstaben oder Zahlen haben mussten, wenn sie noch eben deutlich erkannt werden sollten. Es ergab sich hierbei auch die merkwürdige, noch nicht erklärte Thatsache, dass die Accomodation auf die Schärfe des Sehens von Einfluss ist, indem bei scheinbar gleicher in Wirklichkeit aber verschiedener Grösse zweier Zahlen die entferntere, grössere auf einem dem Netzhautcentrum näheren Theil der Netzhaut unerkennbar wird als die nähere, kleinere*).

§. 188. Mechanische und elektrische Reizung der Netzhaut und des Sehnerven.

Sowohl die Endorgane der Netzhaut wie die Fasern des Sehnerven werden durch allgemeine Nervenreize in Erregung versetzt. Der mechanische Reiz, z. B. ein Druck oder Stoss auf das Auge, erzeugt, wenn er plötzlich und ausgedehnt wirkt, eine Erleuchtung des ganzen Gesichtsfeldes. Ein örtlich beschränkter Druck erzeugt dagegen auch eine beschränkte Lichterscheinung, ein Druckbild (Phosphen). Das letztere wird nach Massgabe der getroffenen Stelle der Netzhaut nach aussen versetzt. Wenn man z. B. das Auge oben drückt, so erscheint ein heller Fleck an der unteren Grenze des Gesichtsfeldes, wenn man das Auge aussen drückt, so erscheint ein solcher auf der inneren Seite. Auf die Wirkung eines schnell vorübergehenden Drucks ist ohne Zweifel auch das so genannte Accomodationsphosphen zurückzuführen, ein Lichtsaum an der Grenze des Gesichtsfeldes, welcher im Moment aufblitzt, wo plötzlich das vorher für grosse Nähe accomodirte Auge wieder für die Ferne eingerichtet wird. Eigenthümlich sind die Erscheinungen, die ein mässiger Druck, welcher auf den ganzen Augapfel wirkt, in dem dunkeln Gesichtsfeld hervorruft. Es zeigen sich hier die verschiedensten Formen, rhombische, strahlige, sternförmige Figuren, in oft glänzenden Farben, die auf das mannigfaltigste mit einander abwechseln und, wenn der Druck aufhört, meist noch einige Zeit nachdauern. Mit diesen Erscheinungen verwandt sind jene Lichtempfindungen, die ohne äussere Ursache in dem dunkeln Gesichtsfeld auftreten, und die man das Eigenlicht der Netzhaut (Lichtchaos, Lichtstaub des dunkeln Gesichtsfeldes) genannt hat (Purkinje). Dasselbe besteht in einer äusserst schwachen unregelmässigen Erleuchtung des Gesichtsfeldes mit einzelnen helleren, wandelnden Lichtflecken oder Lichtstreifen, denen

*) Volkmann, Art. Sehen, Verhandlungen der sächs. Ges., 1858 und physiol. Untersuchungen im Gebiete der Optik, 1. Heft. Helmholtz, physiologische Optik. E. H. Weber, Verhandl. der sächs. Gesellschaft 1852. H. Müller, Verhandlungen der phys. med. Ges. zu Würzburg Bd. 4 und Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 8. Aubert und Förster, Archiv für Ophthalmologie, Bd. 3.

die Phantasie zuweilen bestimmtere Formen gibt. Wahrscheinlich rührt das Lichtchaos von der im Innern des Auges herrschenden Spannung her, die einen fortwährenden Druck auf die Netzhaut bedingt. Durchschneidung oder Zerrung des Sehnerven erzeugt dieselben Lichtphänomene wie ein heftiger die Netzhaut treffender Reiz, während die Schmerzempfindungen weit geringer sind als bei der Reizung sensibler Hautnerven (Magendie).

Die elektrische Reizung des Auges erzeugt, gemäss dem Gesetz der Erregung der Empfindungsnerven (§. 163), nicht bloss einen Lichtblitz bei dem Entstehen und dem Verschwinden eines Stroms oder bei der Einwirkung von Stromesschwankungen, sondern sie veranlasst auch während der Dauer des constanten Stroms dauernde Lichterscheinungen. Alle diese Erscheinungen sind von der Richtung des Stroms in den Radialfasern der Netzhaut abhängig. Lässt man das Auge durch Ansetzen der Elektroden auf Stirn und Nacken in gerader Richtung von vorn nach hinten durchströmen, so wird, wenn der positive Strom vorn eintritt, das ganze Sehfeld erleuchtet mit Ausnahme der dunkel bleibenden Eintrittsstelle des Sehnerven. Bei absteigendem Strom wird umgekehrt das Sehfeld dunkel und der Sehnerveneintritt erhellt. Lässt man den Strom in schräger Richtung durch das Auge gehen, indem man die negative Elektrode im Nacken, die positive am äussern Augenwinkel ansetzt, so erscheint die Nasenseite des Sehfeldes dunkel, die Schläfenseite hell, und die Eintrittsstelle des Sehnerven erscheint wieder in dem hellen Theil dunkel. Wird das Auge so gedreht, dass der Fixationspunkt an die Grenze des hellen und dunkeln Theils fällt, so erstreckt sich von ihm aus ein helles Lichtbüschel gegen den dunklen, ein dunkles gegen den hellen Theil. Mit der Umkehr der Stromesrichtung kehrt sich die ganze Erscheinung um; gleich der Umkehr wirkt für einen Augenblick auch die Unterbrechung des Stroms. Alle diese Erscheinungen erklären sich unmittelbar aus den Gesetzen des Elektrotonus, unter der Voraussetzung, dass die Erregung an dem hintern, gegen die Zapfen gekehrten Ende der Radialfasern stattfindet. Ist der Strom gegen dieses Ende hin gerichtet, so muss beim Eintritt des Stroms Erhellung des Gesichtsfeldes oder des Theils vom Gesichtsfelde eintreten, wo der Strom in den Radialfasern jene Richtung hat (vgl. §. 166). Der Sehnerv wirkt wahrscheinlich als ein schlechter Leiter schwächend auf den Strom und zeigt daher entgegengesetzte Beleuchtung. Die Lichtbüschel des gelben Flecks sind wohl dadurch veranlasst, dass im Umfang desselben die Nervenfasern nahezu parallel der Fläche der Membran verlaufen. Tritt z. B. der positive Strom am äussern Augenwinkel ein, so werden die Fasern hier in der Richtung von der Schläfen- zur Nasenseite durchflossen, also am äussern Rand der Netzhautgrube gegen die lichtpercipirenden Zapfen hin, am innern Rand von denselben weg: dort wird die Erregung gesteigert, hier vermindert.

Die subjectiven Lichterscheinungen im dunkeln Gesichtsfeld sind vorzüglich von Purkinje, die Gesichtserscheinungen bei constanten Strömen von Ritter und Purkinje studirt worden. Ritter gibt an, ein dem obigen bei mässig starken Strömen zu beobachtender entgegengesetzter Erfolg trete bei sehr starken Strömen ein. Doch sind diese äusserst anstrengenden Beobachtungen bis jetzt noch nicht wiederholt worden. Um die Einwirkung schwacher Ströme zu studiren, genügt eine Säule von 4 – 5 Grove'schen Elementen, die in feuchte Elektroden enden, deren eine man mit der Stirn, die andere mit dem Nacken in Berührung bringt *).

§. 189. Die Empfindung der Farben.

1) Einfache Farben. Als einfache Farben bezeichnet man in der Physik solches Licht, welches aus Aetherschwingungen von gleicher Geschwindigkeit besteht. Man erhält die einfachen Farben, indem man die Aetherschwingungen von verschiedener Geschwindigkeit, welche das zusammengesetzte Licht bilden, so von einander trennt, dass jede einzelne Geschwindigkeit isolirt zur Auffassung gelangen kann. Dies ist möglich mit Hülfe der Brechung des Lichtes, da nur Licht von übereinstimmender Geschwindigkeit der Aetherschwingungen oder einfaches Licht eine gleiche Brechbarkeit besitzt, während das zusammengesetzte Licht sich in ebenso viel einzelne Lichtarten von verschiedener Brechbarkeit sondert, als in ihm verschiedene Geschwindigkeiten der Aetherschwingungen enthalten sind. Das gewöhnlichste Hülfsmittel zur Trennung des zusammengesetzten Lichts in seine einfachen Bestandtheile ist das Prisma. Wenn man ein Prisma p (Fig. 106), dessen brechender

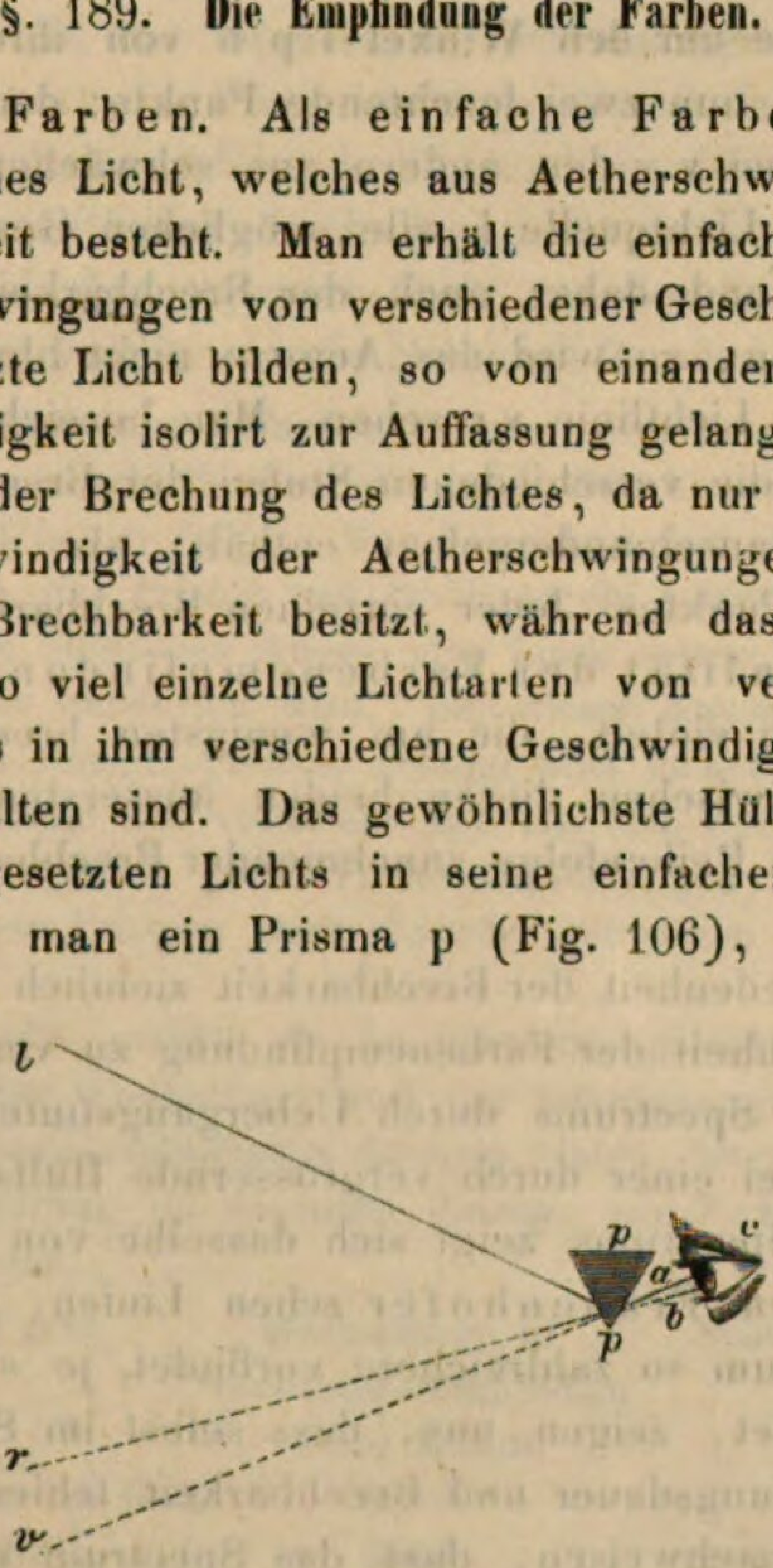


Fig. 106.

Winkel nach unten gekehrt ist, vor das Auge hält, und sich auf der andern Seite des Prismas ein leuchtender Punkt l befindet, so wird, wenn dieser leuchtende Punkt aus einer einfachen Farbe besteht, das von ihm

*) Ritter, Beiträge zur näheren Kenntniss des Galvanismus, Bd. 2. Purkinje, Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne, 2 Bde. Prag 1819 -25. Helmholtz a. a. O.

ausgehende Licht im Auge o in einem einzigen Punkt wieder vereinigt, und es wird der Punkt l so gesehen, als wenn er an dem Ort v sich befände, denn die Lichtstrahlen werden durch das Prisma in einer Weise abgelenkt, dass sie so in das Auge einfallen, als wenn sie von einem Punkte v herkämen. Sendet dagegen der Punkt l Licht von verschiedener Brechbarkeit aus, so wird nun das durch das Prisma gegangene Licht nicht mehr in einem, sondern in mehreren Punkten vereinigt, und zwar in eben so vielen, als Grade der Brechbarkeit im Licht l enthalten sind. Ist dies z. B. aus zwei einfachen Farben zusammengesetzt, so wird die stärker brechbare Farbe etwa um den Winkel l p a, die schwächer brechbare um den Winkel l p b von ihrer Bahn abgelenkt, und das Auge sieht nun zwei leuchtende Punkte: den einen aus stärker brechbarem Licht bei v, den andern aus schwächer brechbarem Licht bei r. Sind in der Lichtquelle l alle möglichen Geschwindigkeiten der Aetherschwingung und daher auch der Brechbarkeit in continuirlicher Abstufung vorhanden, so wird das Auge o nicht bloss die zwei Punkte sondern eine ganze Lichtlinie v r sehen. Man bezeichnet das so entworfene Bild, welches die verschiedenen Stufen der Brechbarkeit des leuchtenden Punktes l auseinandergelegt enthält, als das prismatische Spectrum dieses Punktes. Jeder einzelnen Brechbarkeitsstufe entspricht eine bestimmte Qualität der Farbenempfindung. Die brechbarsten Strahlen p a werden violett, die am wenigsten brechbaren p b werden roth empfunden. Zwischen diesen beiden äussersten Farben des Spectrums liegen in der Reihenfolge zunehmender Brechbarkeit Orange, Gelb, Grün, Blau.

Da die Verschiedenheit der Brechbarkeit ziemlich erheblich sein muss, um eine Verschiedenheit der Farbenempfindung zu veranlassen, so gehen die Farbentöne des Spectrums durch Uebergangstinten allmälig in einander über. Nur bei einer durch vergrössernde Hülfsmittel unterstützten Untersuchung des Spectrums zeigt sich dasselbe von einer grossen Zahl dunkler Linien, den Frauenhofer'schen Linien, durchzogen. Diese Linien, deren man um so zahlreichere vorfindet, je stärkere Vergrösserungen man anwendet, zeigen uns, dass selbst im Sonnenlicht gewisse Stufen der Schwingungsdauer und Brechbarkeit fehlen. Anderseits aber lässt sich objectiv nachweisen, dass das Spectrum auch noch über das Roth und über das Violett hinausgeht, d. h. dass es Schwingungsgeschwindigkeiten des Lichtäthers gibt, die zu langsam oder zu schnell geschehen, als dass das Auge sie empfinden könnte. Die jenseits des Roth liegenden Strahlen bezeichnet man, weil sie durch ihre Wärmewirkungen nachgewiesen werden können, als die dunkeln Wärmestrahlen; die jenseits des Violett liegenden (ultravioletten) Strahlen dagegen nennt man, weil sie zuerst durch ihre chemische Wirkung bekannt wurden, die unsichtbaren chemischen Strahlen. Die Wärmestrahlen können desshalb von der Netzhaut nicht empfunden wer-

den, weil sie gar nicht zur Netzhaut gelangen, indem die brechenden Medien des Auges sie absorbiren. Die chemischen Strahlen erregen nur eine so schwache Empfindung, dass dieselbe gegen die intensiven Farben des sichtbaren Spectrums verschwindet. Man kann aber das ultraviolette Licht unmittelbar sichtbar machen, wenn man durch einen Schirm das übrige Spectrum abblendet und durch einen Spalt des Schirms bloss ultraviolettes Licht gehen lässt, es erscheint dieses dann in indigblauer oder bei grösserer Intensität in bläulichgrauer Farbe. Lässt man die ultravioletten Strahlen durch Chininlösung, Uranglas oder andere fluorescirende Substanzen hindurchtreten, so werden diese Substanzen selbstleuchtend und erzeugen ein Licht, das mindestens 1200 mal heller ist als das ultraviolette. Dennoch hört die Fluorescenz genau an derselben Grenze auf, bis zu welcher man bei sorgfältiger Abblendung des übrigen Lichtes das Ultraviolett auch unmittelbar noch wahrnehmen kann. Hieraus ist zu schliessen, dass auch das objective Licht auf der Seite der brechbarsten Strahlen nicht weiter reicht, als die Netzhaut für dasselbe empfindlich ist.

Um die Empfindungen der einfachen Farben vollkommen ungemischt zu erhalten, lässt man einen Strahl Sonnenlicht durch eine kleine Oeffnung in ein vollkommen verdunkeltes Zimmer fallen. Man betrachtet den Strahl entweder wie in Fig. 106 direct durch das Prisma und erhält so ein subjectives Spectrum, oder man kann auch an die Stelle des Auges eine Linse setzen, durch welche dann ein objectives Spectrum entworfen wird. Bei dieser Anwendung einer einzigen Lichtöffnung und eines einzigen Prismas gelangt aber immer noch leicht zerstreutes weisses Licht in das Auge und vermischt sich mit dem Spectralbild. Wo es sich um die Darstellung möglichst reiner Farbenempfindungen handelt, muss daher das Licht durch mehrere Prismen nach einander gebrochen werden. Vergl. med. Physik §. 156

Die folgende Tabelle enthält die im Spectrum gewöhnlich wahrnehmbaren Farben mit Angabe der Wellenlänge und der Schwingungsgeschwindigkeit und mit Hinzufügung der hauptsächlichsten dunkeln Linien, letztere sind, da sie als Merkzeichen zur Orientirung im Spectrum dienen, von Fraunhofer mit Buchstaben bezeichnet worden.

Fraunhofer'sche Linie	Farbe	Wellenlänge in Hunderttausendtheilen eines Millim.	Schwingungsgeschwindigkeit in der Sec.
B	Ende des Roth	6878	452 Billionen
C	Roth	6564	474 „
D	Orange	5888	528 „
E	Grün	5260	591 „
F	Blau	4848	641 „
G	Indigo	5291	724 „
H	Violett	3929	785 „

Als Uebergangstöne unterscheidet man noch Rothorange, Goldgelb, Grünblau, Indigblau. Durch Abblendung aller übrigen Strahlen kann man auch im Roth noch Strahlen bis zu einer Wellenlänge von 0,00081 Millim. wahrnehmen, diese erscheinen dann schwarzroth, dunkle Wärmestrahlen sind dagegen von Fizeau durch Brechung im Flintglasprisma bis zu einer Wellenlänge von

0,00194 Mm. nachgewiesen. Die Grenze des Ueberviolett liegt bei einer Wellenlänge von 0,00031 Mm.

Dass die Unsichtbarkeit der überrothen Strahlen in ihrer Absorption durch die Augenmedien begründet sei, hat Brücke gezeigt. Er liess Sonnenlicht, das in ein dunkles Zimmer geworfen war, durch ein vorn und hinten mittelst einer Terpentinölflamme berusstes Auge fallen, wodurch die leuchtenden Strahlen ausgeschlossen wurden: es konnte dann mittelst eines Thermomultiplicators keine Spur durch das Auge gegangener Wärmestrahlen mehr nachgewiesen werden. Ebenso vermuthete Brücke, dass die Unsichtbarkeit der ultravioletten Strahlen auf ihrer Absorption im Auge beruhe, er schloss dies daraus, dass die photographische Wirkung des übervioletten Lichtes bei Einschaltung der Augenmedien beträchtlich abnahm. Dagegen zeigten jedoch Donders und Rees, dass die Fluorescenz, welche durch überviolettes Licht bewirkt werden kann, nicht erheblich geringer wird, wenn man dasselbe zuvor durch die Augenmedien gehen lässt, und Helmholtz machte die überviolettten Strahlen durch Ausschluss alles übrigen Lichtes direct sichtbar *).

2) Zusammengesetzte Farben. Weisses Licht. Wenn eine und dieselbe Stelle der Netzhaut von Licht verschiedener Grade der Schwingungsdauer getroffen wird, so entstehen Farbenempfindungen, welche im Allgemeinen von den Empfindungen der einfachen Farben verschieden sind, und welche nur in seltenen Fällen die einfachen Farben, aus denen sie hervorgingen, unmittelbar erkennen lassen. So ist es z. B. leicht, in dem Purpurroth, welches aus der Zusammensetzung von Roth und Violett entsteht, sowohl Roth als Violett zu erkennen, aber es ist nicht möglich, aus dem Grau oder Weiss, welches durch Zusammensetzung von Roth, Violett und Grün erhalten werden kann, irgend eine dieser Farbencomponenten herauszulesen. Der Gesichtssinn besitzt also nicht wie der Gehörssinn die Fähigkeit der unmittelbaren Zergliederung der Empfindung in ihre einfacheren Bestandtheile, sondern wir müssen, um zu erfahren, aus welchen Farbeneindrücken die Empfindung irgend einer zusammengesetzten Farbe hervorgegangen ist, entweder diese Farbe objectiv in ihre einfachen Bestandtheile zerlegen oder untersuchen, wie dieselbe aus einfachen Farben objectiv zusammengesetzt werden kann. Es muss somit die physikalische Analyse und Synthese der zusammengesetzten Farben der Untersuchung ihrer Empfindung zu Grunde gelegt werden. Wir haben nun oben gefunden, dass jede Mischfarbe mittelst des Prismas in einfache Spectralfarben zu zerlegen ist. Aus den verschiedenen Mischungsverhältnissen der Spectralfarben ist alles zusammengesetzte Licht hervorgegangen, das wir beobachten. Hieraus darf jedoch nicht geschlossen werden, dass wir, um durch Synthese alle zusammengesetzten Farben herstellen zu können, umgekehrt auch der

*) Brücke, Müller's Archiv, 1845, Poggendorff's Annalen, Bd. 65 und 69. Donders, Müller's Archiv, 1853. Helmholtz, Poggendorff's Annalen Bd. 94.

sämmtlichen einfachen Farben des Spectrums bedürfen, sondern es ist klar, dass, sobald nur durch die Mischung zweier einfacher Farben eine Empfindung erzeugt werden kann, die einer durch eine andere einfache Farbe hervorzurufenden Empfindung vollkommen gleicht, wir auch nur einen Theil der Spectralfarben nöthig haben werden, um alle möglichen Farbenempfindungen hervorzubringen. Jene Voraussetzung zeigt sich aber in der That verwirklicht. Wir können z. B. dasselbe gesättigte Gelb, das wir als Spectralfarbe kennen, auch erhalten durch Mischung von Grün und Orange, wir können ein reines Grün darstellen durch Mischung der spectralen Uebergangstöne Blaugrün und Grüngelb, u. s. w. Ebenso bedarf es, um die Empfindung Weiss hervorzurufen, keineswegs nothwendig der Zusammensetzung aller aus der prismatischen Zerlegung des weissen Lichts hervorgegangenen Spectralfarben, sondern man kann aus je zwei geeignet gewählten dieser Spectralfarben Weiss erzeugen. Farben, die auf diese Art gemischt Weiss geben, nennt man Ergänzungsfarben oder Complementärfarben. Unter den Spectralfarben sind complementär:

Roth und Grünlichblau
Orange und Cyanblau
Gelb und Indigblau
Grünlichgelb und Violett.

Dabei müssen jedoch die Intensitäten beider Farben in einem ganz bestimmten Verhältniss zu einander stehen, wenn die Empfindung Weiss erzeugt werden soll. Das nämliche gilt in Bezug auf die Uebergangsfarben, die man durch Zusammensetzung zweier Spectralfarben erhalten kann. Die Spectralfarben besitzen demnach in Mischungen eine verschiedene färbende Kraft. Am wirksamsten ist Violett, am unwirksamsten Gelb, zwischen beiden liegen Indigblau, Roth und Cyanblau, Orange und Grün. Dies bedeutet also, dass man vom Violett relativ die kleinste, vom Gelb die grösste Quantität zu nehmen hat, um mit der entsprechenden Complementärfarbe Weiss hervorzubringen. Sobald die eine Farbe im Uebergewicht ist, so erhält man statt des Weiss einen weisslichen Ton der überwiegenden Farbe. Für die Resultate der Mischung solcher Farben, welche nicht complementär sind, lässt sich folgende Regel aufstellen. Wenn die zwei Farben einander näher stehen als Complementärfarben, so erzeugt die Mischung eine im Spectrum zwischen ihnen liegende Farbe, welche um so gesättigter ist, je näher sich die Farben sind, dagegen um so mehr mit Weiss gemischt, je weiter sie von einander enfernt sind; liegen aber die zwei Farben weiter von einander als Complementärfarben, so erhält man entweder Farben, die zwischen einer der Mischfarben und dem Ende des Spectrums liegen, oder man erhält, falls die Enden des Spectrums (Roth und Violett) selbst mit einander gemischt werden, Purpurroth, und dabei wird die aus der Mischung hervorgegangene Farbe um so gesättigter je grösser der Abstand der ge-

mischten Farben im Spectrum ist. Durch Mischung von mehr als zwei einfachen Farben lässt sich keine Mischfarbe erhalten, die nicht auch durch Mischung von bloss zwei Farben dargestellt werden könnte. Ferner ist jede Mischfarbe mit Ausnahme des Weiss in seinen verschiedenen Intensitätsabstufungen und des Purpurs, das gleichsam die Reihe der Spectralfarben ergänzt, auch als Spectralfarbe vorhanden, es können niemals neue Farben durch die Mischung entstehen; nur haben die Mischfarben stets einen minder gesättigten, weisslicheren Farbenton als die entsprechenden einfachen Farben des Spectrums. Man kann daher die Regel aufstellen: Die Empfindung, die durch beliebig gemischtes Licht erregt wird, kann immer auch hervorgebracht werden durch Vermischung einer Spectralfarbe oder des aus spectralem Roth und Violett gemischten Purpurs mit einer gewissen Quantität weissen Lichtes. Da nun das weisse Licht selber sich aus zwei beliebigen Complementärfarben erhalten lässt, so ergibt sich hieraus weiterhin, dass jede Farbe aus höchstens drei einfachen Farben zusammengesetzt werden kann. Wählt man drei Farben, von denen zwei zusammen eine Mischfarbe geben, welche der dritten complementär ist, so lassen sich aus denselben drei Farben alle andern Farben und das gemischte Licht zusammensetzen. Man nennt diese drei Farben, auf welche somit alle Farbenempfindungen zurückgeführt werden können, die drei Grundfarben. Diejenigen einfachen Farben, aus welchen dies am vollkommensten geschehen kann, sind, wie Thomas Young zuerst gezeigt hat, Roth, Grün und Violett. Zwar gibt es noch andere Farbencombinationen, durch deren Zusammensetzung sich Weiss und die andern Farben erhalten lassen, aber man müsste dann zum Theil zusammengesetzte Farben zu Grundfarben wählen.

Die sich hieraus ergebende Wahrscheinlichkeit, dass Roth, Grün, und Violett die Grundfarben sind, ist in augenfälliger Weise durch die Untersuchung einer eigenthümlichen Abnormität des Gesichtssinns, der sogenannten Farbenblindheit, bestätigt worden. Die Farbenblindheit besteht in dem Unvermögen oder in der Unvollkommenheit der Farbenunterscheidung. Die Farbenblinden verwechseln stets bestimmte Farben mit einander, und die nähere Untersuchung zeigt, dass alle ihnen möglichen Licht- und Farbenempfindungen durch zwei statt durch drei Grundfarben hervorgerufen werden können, dass ihnen also eine Grundfarbe fehlt. Diese Grundfarbe ist bei der überwiegenden Mehrzahl der Farbenblinden das Roth (Rothblindheit); ihnen erscheint ein tiefes Roth wie Grau oder Schwarz, helleres Roth verwechseln sie mit Grün, und eine Mischung von Blau und Gelb erscheint ihnen weiss. Nicht selten kommen Fälle mangelhafter Farbenunterscheidung vor, die sich als unvollkommene Rothblindheit betrachten lassen: dabei wird ein intensives Roth noch empfunden, während schwächere Beimengungen dieser Farbe übersehen werden. Eine Unempfindlichkeit für Grün scheint sehr selten zu sein. Dagegen bewirkt der Genuss des Santonin nach den Beob-

achtungen von E. Rose Violettblindheit, weisse Objecte erscheinen daher im Santoninrausch in grüngelbem Lichte.

Roth, Grün und Violett haben wir hiernach als Grundfarben oder, richtiger ausgedrückt, die von ihnen herrührenden Empfindungen haben wir nach Th. Young's Theorie als Grundempfindungen zu betrachten, aus deren Combination alle Licht- und Farbenempfindungen entstehen. Man kann dies graphisch durch ein Dreieck darstellen, dessen Ecken durch die drei Grundempfindungen gebildet werden: es sind dann alle möglichen Farben- und Lichtempfindungen von den Seiten dieses Dreiecks eingeschlossen. Die Spectralfarben liegen, wie es die Fig. 107 zeigt, an zwei gegenüberliegenden Seiten des Dreiecks, während die dritte Seite, zwischen Roth und Violett, dem Purpur entspricht, innen liegen die gemischten Farbentöne und Weiss. Von jedem Punkt dieses Dreiecks gelangt man continuirlich durch successive Abstufungen der Farbe zu jedem beliebigen andern Punkte. Dieser Uebergang kann aber in allen nach zwei Dimensionen möglichen Richtungen stattfinden. Hieraus erhellt, dass, wie wir früher schon im Allgemeinen bemerkt haben (§. 175), das System der Farbenempfindungen jedenfalls nur in einer Fläche dargestellt werden kann. Die Construction des Farbendreiecks stimmt aber in einem Punkte nicht ganz mit der Wirklichkeit überein: es sind nämlich die auf den Seiten des Dreiecks liegenden Farben, die durch Mischung je zweier der Grundfarben entstehen, nicht ganz so gesättigt, wie die Farben des Spectrums, sondern sie verhalten sich so, als wenn die letzteren noch mit etwas Weiss gemischt wären. Eine einfache von Helmholtz der Young'schen Theorie beigefügte Annahme beseitigt diese Schwierigkeit. Man setzt voraus, die Grundfarbe oder Grundempfindung Grün sei noch gesättigter als die Spectralfarbe Grün, der letzteren sei also schon die Empfindung Weiss in geringem Masse beigemengt; dieselbe Annahme macht man in Bezug auf Roth und Violett. Man verlegt also damit die Spectralfarben Grün, Roth und Violett in das Innere des Dreiecks, etwa nach G, R und V. Man kann sich nach dieser Annahme die Farben, in der Weise wie es die Fig. 108 versinnlicht, etwa in einen Kreis angeordnet vorstellen, der in dem Dreieck, dessen Ecken durch die drei Grundempfindungen gebildet werden, eingeschlossen liegt. Die Peripherie des Kreises wird durch die Spectralfarben eingenommen, weiter nach innen liegen die Mischfarben, und im Centrum liegt das Weiss. Diese Annahme, wornach die drei Grundfarben gar keinen reellen Empfindungen entsprechen, hat darin ihre Berechtigung, dass die Zerlegung der Farben nach dem Farbendreieck überhaupt

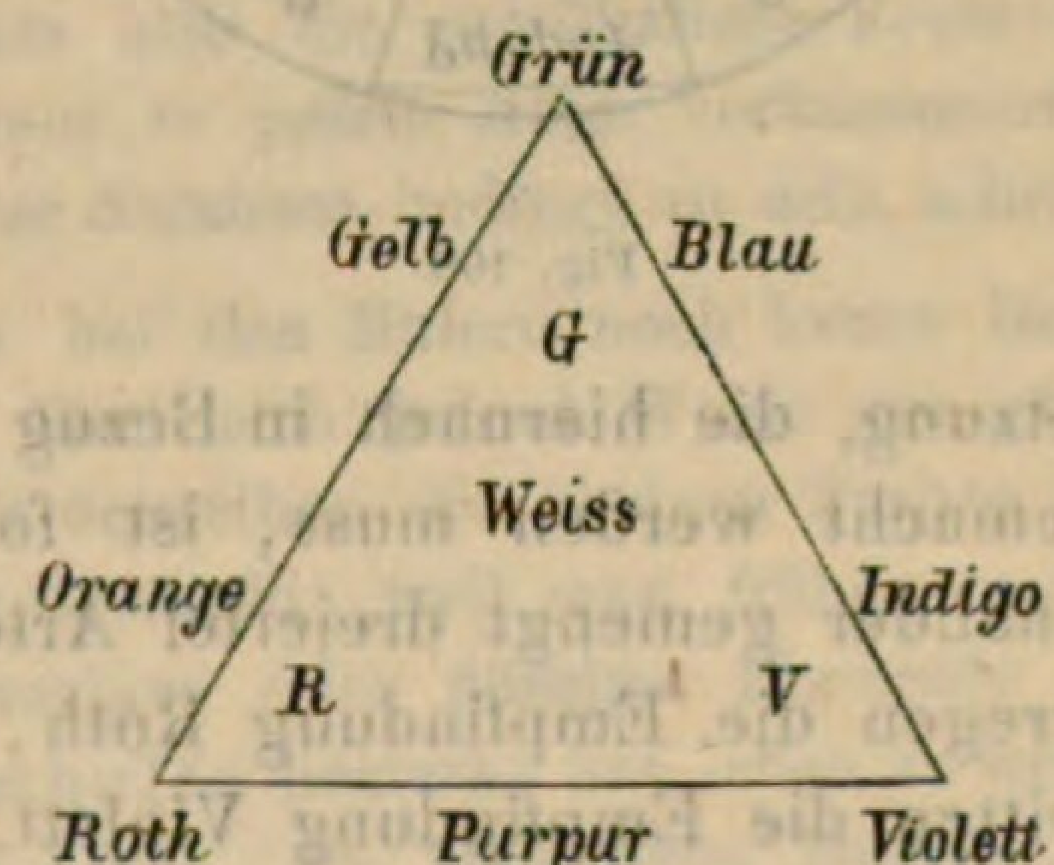


Fig. 107.

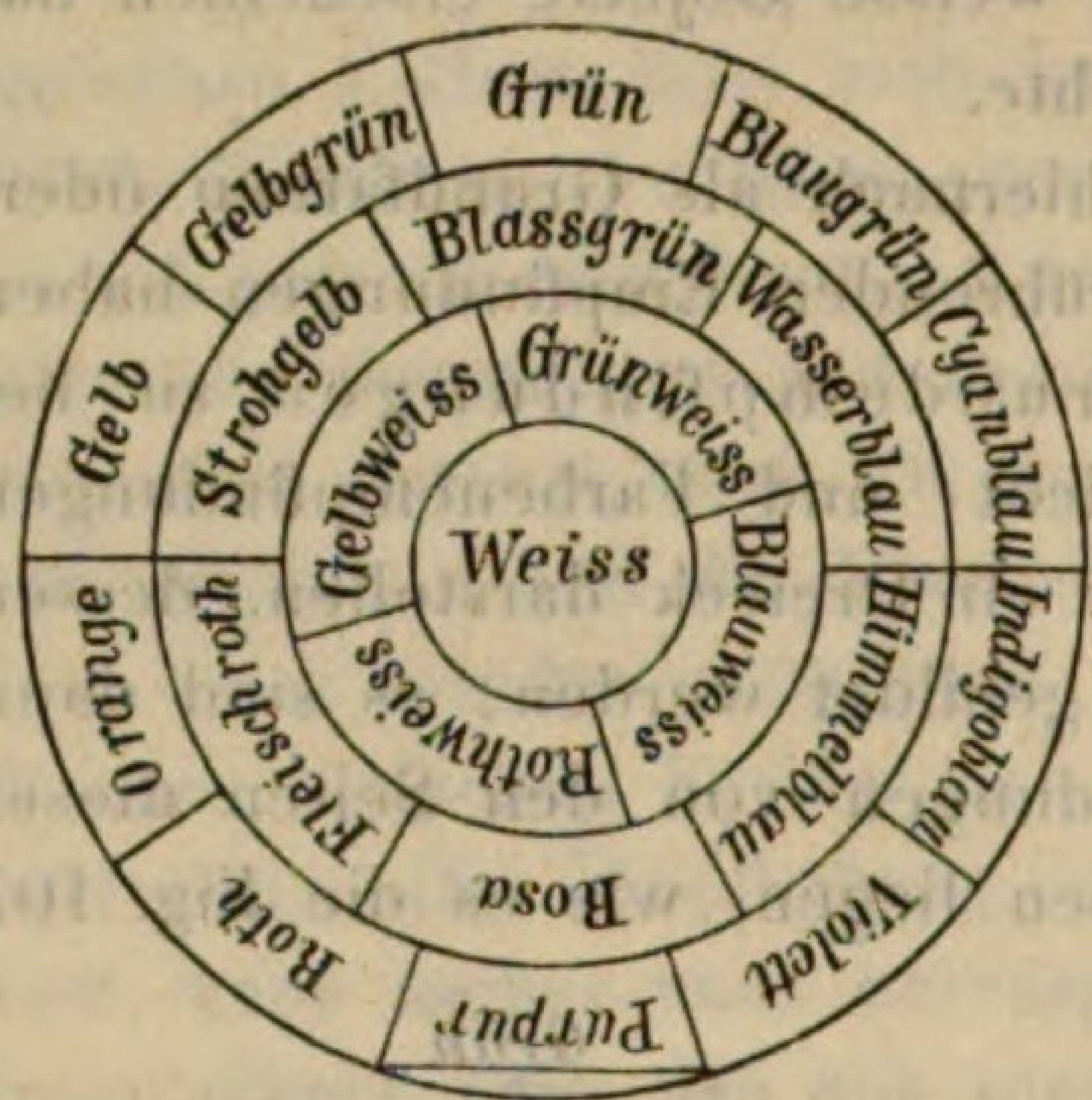


Fig. 108.

nur eine subjective Bedeutung besitzt, d. h. dass sie nur für unsere Farbenempfindungen, nicht für die objectiven Farben Gültigkeit hat. Das Weiss, welches durch die gleichzeitige Einwirkung aller Spectralfarben auf unsere Netzhaut entsteht, ist objectiv völlig verschieden von dem Weiss, das wir blos aus zwei Complementärfarben zusammenmischen, aber subjectiv ist es für uns ununterscheidbar, der Vorgang, der durch beide Arten von Licht in unserer Netzhaut angeregt wird, ist identisch. Die specielle Voraussetzung, die hiernach in Bezug auf die Lichtempfänglichkeit der Netzhaut gemacht werden muss, ist folgende: In der Netzhaut sind innig mit einander gemengt dreierlei Arten von Endorganen enthalten, die ersten erregen die Empfindung Roth, die zweiten die Empfindung Grün, die dritten die Empfindung Violett. Objectives Licht, mag es einfach oder zusammengesetzt sein, erregt immer alle drei Endorgane gleichzeitig, nur in verschiedener Stärke. So erregt das spectrale Roth stark die rothempfindenden, schwach die beiden andern Endorgane; das Gelb mässig stark die roth- und grünempfindenden, schwach die violetten; das Grün stark die grünempfindenden, schwach die andern; das Blau erregt mässig die grün- und violettempfindenden, schwach die rothen, und das Violett stark die violettempfindenden, schwach die beiden andern; endlich Weiss und weissliche Farben erregen alle drei Endorgane in ziemlich gleicher Stärke. In den gewöhnlichen Fällen von Farbenblindheit, in welchen alle Empfindungen aus Grün und Violett zusammengesetzt werden können, fehlen offenbar die rothempfindenden Endorgane, oder sie sind mangelhaft entwickelt. Ein ähnliches Verhältniss scheint nach den Beobachtungen von Purkinje u. A. über Farbenunterscheidung im indirecten Sehen auf den Seitentheilen der normalen Netzhaut zu bestehen.

Zwischen den Resultaten der Analyse und der Synthese des Lichtes besteht auf den ersten Anschein ein Widerspruch, indem uns die Zerlegung des gewöhnlichen weissen Lichtes mit Hülfe des Prismas die ganze Reihe der Spectralfarben nebst ihren vielen Uebergangstönen ergibt, während aus bloss zweien dieser Farben weisses Licht und aus dreien nebst dem weissen Licht jede mögliche andere Farbe sich darstellen lässt. Brewster stellte, um diesen Widerspruch auszugleichen, die Hypothese auf, Licht von constanter Brechbarkeit sei desshalb noch kein homogenes Licht von unveränderlicher Farbe, sondern in jedem Theil des primatischen Spectrums sei Licht von dreierlei Farben, den drei Grundfarben, als welche er Roth, Gelb und Blau annimmt, vorhanden. Dieser ganze scheinbare Widerspruch verschwindet aber, wenn man die Young'sche Hypothese adoptirt,

wornach die drei Grundfarben lediglich eine subjective Bedeutung haben. Thomas Young hat Roth, Grün und Violett als die drei Grundfarben angenommen, und Maxwell hat die Richtigkeit dieser Annahme durch die sorgfältige Untersuchung Farbenblinder bestätigt. Schon Purkinje hat beobachtet, dass wir auf den Seitentheilen der Netzhaut nur ein mangelhaftes Unterscheidungsvermögen für Farben besitzen. An den äussersten Grenzen des Sehfeldes erscheint rothes Licht grau, gelbes grün, grünes bläulich, blos das Blau und Violett wird ziemlich in der richtigen Farbe wahrgenommen. Beim gewöhnlichen Sehen merken wir von diesen im indirecten Sehen beobachteten Unterschieden der Farbenempfindung nichts, weil das Urtheil, welches die Empfindungen des gelben Flecks zum Maassstabe nimmt, die subjectiven Ungleichheiten corrigirt. Diese beruhen aber, wie Schelske gezeigt hat, darauf, dass wir auf den Seitentheilen in höherem oder geringerem Grade rothblind sind, so dass also die gewöhnliche Form der Farbenblindheit nur durch die Ausdehnung eines in jedem Auge vorkommenden Zustandes der seitlichen Theile auf die Mitte der Netzhaut bedingt zu sein scheint.

Sehr allgemein galten früher und gelten bei den Malern noch heute Roth, Gelb und Blau als Grundfarben. Aus diesen lässt sich jedoch Weiss gar nicht zusammensetzen, und die Meinung, dass aus denselben die übrigen Farben zusammengesetzt werden könnten, entstand nur desshalb, weil man früher zu den Farbenmischungsversuchen die Mischung pulveriger oder flüssiger Pigmente anwandte. Hiebei bekommt man aber, wie Helmholtz bemerkt hat, eben so wenig ein aus der Farbe der Pigmente gemischtes Licht, als man beim Durchsehen durch zwei verschiedenfarbige Glasplatten das aus der Farbe beider Platten gemischte Licht sieht. Es geschieht hier statt einer Summation vielmehr eine Subtraction der beiden Farben. Ist z. B. die erste Glasplatte roth, die zweite gelb, so lassen sie zusammen dasjenige Licht durch, welches sie beide ziemlich gleich wenig absorbiren, d. h. grünes Licht. So kommt es, dass bei der Mischung der Pigmente aus Roth und Gelb Grün entsteht, niemals aber bei der Mischung der Farben selber. Richtige Resultate kann man von der Farbenmischung nur erhalten, wenn man entweder unmittelbar die Aetherwellen mischt, oder wenn man die Empfindungseindrücke mischt. Ersteres lässt sich bewerkstelligen, indem man verschiedene Spectra oder verschiedene Theile desselben Spectrums zum Decken bringt. Am zweckmässigsten geschieht dies dadurch, dass man einen V-förmigen Spalt in einem dunkeln Schirm durch ein Prisma mit senkrecht stehender brechender Kante betrachtet. Noch einfacher kann man Aetherwellen mischen, wenn man durch eine schräg gehaltene Glastafel nach einem farbigen Object blickt und gleichzeitig durch dieselbe Glastafel reflectirtes Licht von einem andersfarbigen Object in das Auge des Beobachters fallen lässt. Zur Mischung der Farbeneindrücke dient der Farbenkreisel. Es ist dies eine in schnelle Rotation versetzte Scheibe, auf welcher verschiedenfarbige Sectoren angebracht sind. Bei hinreichend schneller Rotation verschmelzen die Eindrücke auf der Netzhaut zur Empfindung der Mischfarbe. Man kann hierbei sehr leicht die Quantitäten farbigen Lichtes, die man mischen will, abstufen, indem man die Grösse der einzelnen farbigen Sectoren verändert. Selbst bei normalem Sehorgan finden sich hierbei nach den Beobachtungen von Maxwell individuelle Differenzen in Bezug auf die Quantitäten bestimmter Mischfarben, welche weisses Licht geben. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese Unterschiede von der verschiedenen Pigmentirung des gelben Flecks herrühren.

Die Darstellung der Farben in einem Dreieck hat schon Newton aus-

geführt, der dieselbe wählte, um nach den Regeln der Schwerpunktsconstruction die Mischfarbe zu finden Auch als einen Kreis hat Newton zuerst die Farbentafel dargestellt. Beide Constructionen lassen sich in der Weise, wie es oben angedeutet ist, vereinen, wenn man den Farbenkreis in ein Farbendreieck einträgt, dessen Ecken den objectiv nicht existirenden Grundempfindungen entsprechen. Berücksichtigt man noch die verschiedenen Lichtstärken der in der Natur vorkommenden Farben, so kann man, wie es Lambert gethan hat, aus dem Farbenkreis eine Farbenpyramide machen, an der von der Basis nach der Spitze allmälig die dunkleren Farbentöne sich folgen. In einem mittleren Durchschnitt dieser Pyramide erhält man am Rand Rothbraun (Mischung aus dunklem Roth und Purpur), Braun (dunkles Gelb), Olivengrün und Graublau, in der Mitte Grau; die Spitze entspricht dem Schwarz (der geringsten Intensität des weissen Lichtes) *)

Theorie der Licht- und Farbenperception. Als Young seine Theorie der drei Grundempfindungen aufstellte, war die Structur der Netzhaut noch unerforscht; er nahm daher vorläufig an, es existirten in derselben dreierlei Nervenfasern, von denen die einen vorzugsweise roth, die andern grün und die dritten violett empfänden. Nachdem uns jetzt Endapparate bekannt geworden sind, welchen unverkennbar eine directe Beziehung zur Perception des Lichts und der Farben zukommt, erhebt sich die Frage, welche Vorstellung uns die Structur der Stäbchen- und Zapfenschichte im Hinblick auf die Young'sche Theorie über das Wesen des Perceptionsvorgangs an die Hand gibt. Zunächst liegt es nahe den Pigmentkugeln in den Zapfen der Vogelretina eine Bedeutung für die Farbenperception zuzuschreiben; doch wird ihre Function nur eine unterstützende sein, da die Vogelretina im übrigen dieselbe Structur der Zapfen und Stäbchen zeigt wie die Retina der anderen Thiere, welchen die Pigmentkugeln fehlen Aus diesem Grunde ist auch auf die Thatsache, dass unter jenen Pigmentkugeln nur rothe und gelbe vorkommen, was auf Roth, Gelb und Blau als Grundfarben hinweisen würde, vorerst kein besonderes Gewicht zu legen. Dagegen ist von W. Zenker auf die durch M. Schultze's Untersuchungen aufgedeckte Plättchenstructur der Aussenglieder hingewiesen werden **). Es ist bekannt, dass bei der Brechung und Reflexion des Lichts durch dünne Plättchen in Folge der Interferenz der gebrochenen und reflectirten Strahlen Farben entstehen, deren Beschaffenheit von der Dicke der Plättchen abhängt, indem diejenigen Lichtwellen, die um $1/2$, $1\,1/2$, $2\,1/2$ u. s. w. Wellenlängen verschieden sind, sich schwächen, solche aber die um 1, 2, 3 u. s. w. Wellenlängen differiren, sich verstärken. Der erste Fall tritt aber dann ein, wenn die Dicke der Plättchen gleich einem geraden Vielfachen einer Viertelswellenlänge ist, der zweite Fall, wenn sie einem ungeraden Vielfachen gleichkommt (vgl. med. Physik §. 206). Wir könnten uns nun farbenpercipirende Organe dadurch hergestellt denken, dass jedes Endorgan durch Plättchen von einer bestimmten Dicke nur Licht von einer bestimmten Wellenlänge verstärkte.

*) Th. Young, lectures on natural philosophy, London 1807. Helmholtz, physiologische Optik. Brücke, Physiologie der Farben, Leipzig 1866. Grassmann, Poggendorff's Annalen, Bd. 89. Maxwell, Phil. Mag. vol. XIV, XXI. Rose, Archiv f. Ophthalm. Bd. 7 und Virchow's Archiv Bd. 28. Schelske, Archiv f. Ophthalm. Bd 9.

**) Zenker, Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 3.

Das nämliche Resultat könnte aber auch, wenn die Plättchen überall von gleicher Dicke wären, durch einen etwas verschiedenen Brechungsindex der einzelnen Plattensätze erreicht sein, da die Wellenlänge mit der Zunahme des Brechungsindex abnimmt. Eine Einrichtung der ersterwähnten Art lässt sich in der Retina nicht nachweisen, bei einer und derselben Thierspecies scheinen die Plättchen der Aussenglieder eine constante Dicke zu besitzen. Dagegen ist eine Einrichtung der zweiten Art vielleicht vorhanden. Auch könnte durch dieselbe bewerkstelligt sein, dass ein und dasselbe Element zu verschiedenen Farbenperceptionen eingerichtet wäre, wenn nämlich der Brechungsindex der einzelnen Plättchen selbst an verschieden Stellen wechselte, worauf die zuweilen beobachtete Längsfaserung der Zapfenaussenglieder und die merkwürdige Beobachtung Hensen's, der aus einem Zapfen der Cephalopodenretina drei Nervenfasern austreten sah, möglicher Weise hinweist. Auf alle Fälle würden nach dieser Hypothese die Aussenglieder als die percipirenden Elemente anzusehen sein, und schon den Innengliedern käme wahrscheinlich die Rolle blosser Leitungsapparate zu, was auch die von manchen Beobachtern gesehene Axenfaser des Innenglieds anzudeuten scheint.

§. 190. Intensität der Licht- und Farbenempfindung.

Die Lichtempfindungen des Auges folgen in Bezug auf ihre Intensität dem psychophysischen Gesetze. Innerhalb gewisser Grenzen der Lichtstärke bildet also diejenige Differenz derselben, welche gerade noch unterschieden werden kann, nahehin denselben Bruchtheil der ganzen Lichtstärke. Nach Fechner ist dieser constante Bruchtheil ungefähr $^1/_{100}$, in den Messungen Anderer wechselt er etwa zwischen $^1/_{50}$ und $^1/_{180}$. Man kann die annähernde Gültigkeit des psychophysischen Gesetzes für die Lichtempfindungen nachweisen, wenn man im verdunkelten Zimmer eine weisse Tafel W mit zwei gleichen Kerzenflammen a und b beleuchtet und einen Stab S davor aufstellt, der nun zwei Schatten (α und β) auf der Tafel entwirft. Der Schatten α wird von dem Licht b, der Schatten β von dem Licht a erleuchtet. Rückt man das Licht b in grössere Entfernung, so wird der Schatten α dunkler. Man kann jetzt leicht diejenige Distanz von a und b auffinden, wo diese Verdunkelung eben anfängt merklich zu werden. Da aber die Beleuchtungsstärken sich umgekehrt wie die Quadrate der Entfernungen der Lichter von der Wand verhalten, so ergibt sich hieraus unmittelbar diejenige Differenz der Beleuchtungsstärken, die eben für die Empfindung merklich wird. Das so aufgefundene Gesetz für die Abhängigkeit der Empfindungsstärke von der Lichtstärke verliert jedoch seine Gültigkeit bei sehr schwachen und bei sehr starken Lichtintensitäten, abgesehen von kleineren Abweichungen, die noch in die Grenzen mässiger Reize hineinreichen. Die Empfindlichkeit für Lichtunterschiede

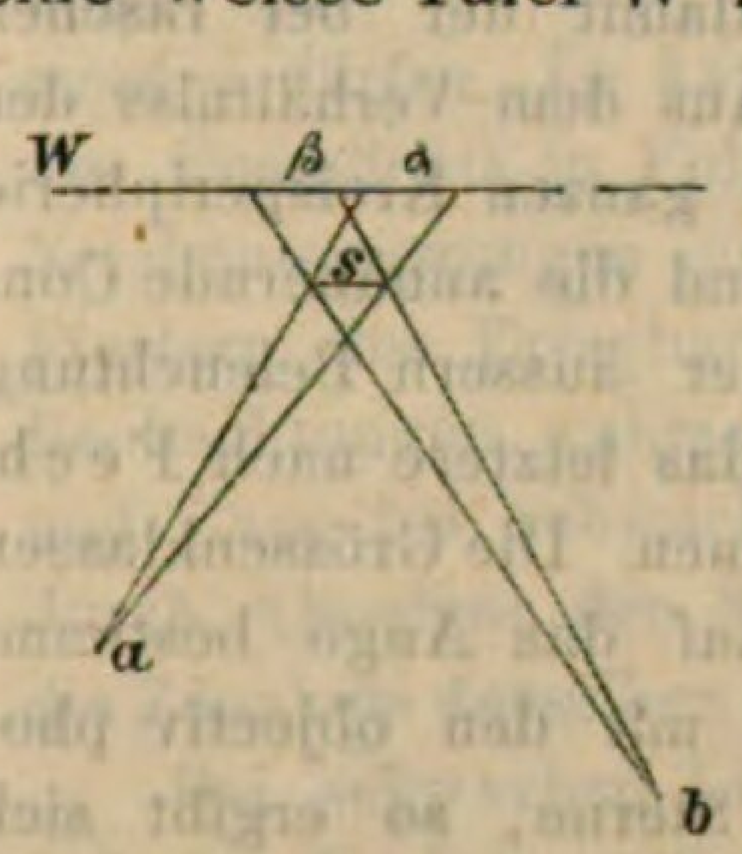


Fig. 109.

hat nämlich ihr Maximum bei einer gewissen mittleren Helligkeit, welche etwas geringer ist als die des diffusen Tageslichtes, und sie sinkt sodann sowohl bei Abnahme wie bei Zunahme der absoluten Helligkeit. Für das Aufhören der Giltigkeit des Gesetzes an der oberen Grenze haben wir früher schon den vermuthlichen Grund angeführt (§. 175). Was die Abweichungen an der unteren Grenze betrifft, so sind dieselben wahrscheinlich dadurch bedingt, dass in dem Auge fortwährend unabhängig von den augenblicklich gerade stattfindenden Lichteindrücken eine schwache Lichtempfindung theils als Nachwirkung vorausgegangener Eindrücke theils in Folge einer fortwährend, auch im Dunkeln, geschehenden geringgradigen Netzhautreizung existirt (§. 188). Beim Aufenthalt im gänzlich verfinsterten Raume verschwindet die Nachwirkung vorangegangener Lichteindrücke in sehr kurzer Zeit, während die von solchen unabhängige Netzhauterregung nicht nur erhalten bleibt sondern sogar, wie es scheint, durch eine bei Lichtabschluss erfolgende positive Modification der Erregbarkeit etwas zunimmt. Dieses Eigenlicht der Netzhaut bildet nun bei sehr geringen Lichtstärken einen grösseren Bruchtheil der gesammten Lichtintensität, da derselbe aber bei der Messung des Reizes nicht mit in Rechnung gezogen werden kann, so wird man offenbar erst von solchen Lichtstärken an, gegen welche das Eigenlicht verschwindet, eine Uebereinstimmung mit dem psycho-physischen Gesetze erwarten dürfen.

Um das psychophysische Gesetz im Gebiet der Lichtempfindungen nachzuweisen, kann man statt der oben angegebenen, von Bouguer und Volkmann befolgten photometrischen Methode nach Masson auch weisse rotirende Scheiben anwenden, an denen ein kleines Segment der Peripherie geschwärzt ist. Man sucht, wie gross dieses Segment gemacht werden muss, damit der bei rascher Rotation zu sehende graue Ring eben merklich wird. Aus dem Verhältniss der hier erforderlichen Grösse des Segments zur Grösse der ganzen Kreisperipherie ergibt sich unmittelbar der eben merkliche Unterschied, und die annähernde Constanz dieses Verhältnisses bei verschiedener Intensität der äussern Beleuchtung bestätigt das psychophysische Gesetz. Ebenso lässt sich das letztere nach Fechner aus den Beobachtungen über die Sterngrössen entnehmen. Die Grössenklassen der Sterne sind nach der Intensität des Lichteindrucks auf das Auge bestimmt worden. Vergleicht man die hierbei erhaltenen Resultate mit den objectiv photometrisch angestellten Messungen der Lichtintensität der Sterne, so ergibt sich wieder das psychophysische Gesetz. Endlich wird das letztere gerade im Gebiet der Lichtempfindungen im Allgemeinen schon durch die tägliche Erfahrung bestätigt. Wenn auf den Schatten, welchen eine Lampe wirft, plötzlich die Sonne zu scheinen anfängt, so verschwindet derselbe. Hier ist der absolute Lichtunterschied zwischen dem beschatteten und nichtbeschatteten Feld in beiden Fällen gleich, denn das Sonnenlicht addirt sich gleichmässig zu der schwächeren und zu der stärkeren Beleuchtung, d. h. ein gleicher absoluter Unterschied der Lichtintensität ist bei schwächerer Beleuchtung merklich, während er bei stärkerer Beleuchtung unmerklich wird. Ferner ist es bekannt, dass im Mondschein der Unterschied zwischen Licht und Schatten viel greller erscheint, als im Sonnenschein, ein

Umstand, den die Maler zur Kennzeichnung der Mondscheinlandschaften benützen.

Auf die Abweichungen vom psychophysischen Gesetze bei sehr intensiven und sehr schwachen Lichtempfindungen hat schon Fechner hingewiesen, und es ist dann von Helmholtz und Aubert gezeigt worden, dass diese Abweichungen noch etwas grösser sind, als man ursprünglich geglaubt hatte. In Aubert's Versuchen sank die Unterschiedsconstante bei beträchtlich verminderter Beleuchtungsintensität schliesslich bis auf $^1/_{17}$. Dies ist sichtlich dadurch bedingt, dass das Eigenlicht der Netzhaut bei der Verdunkelung sehr beträchtlich abnimmt, indem ein grosser Theil desselben Nachwirkung vorangegangener Lichterregung zu sein scheint. Mit der Abnahme des Eigenlichtes muss dann zugleich die Reizschwelle sinken. Dieses Sinken geschieht nach den Beobachtungen von Aubert anfangs rasch und dann langsamer. A. mass dasselbe, indem er die Längenänderungen bestimmte, welche einem durch eine constante Kette erwärmten Platindraht gegeben werden mussten, um im gänzlich verfinsterten Raum ein eben merkliches Leuchten desselben wahrzunehmen. Da mit der Verlängerung des Drahtes die Stromintensität und mit dieser die erwärmende Wirkung abnahm, so konnten hieraus die Veränderungen der Empfindlichkeit ermessen werden. A. fand auf diese Weise, dass nach $^1/_4$ Sec. Aufenthalt im Dunkeln die Empfindlichkeit etwa um das 18fache zugenommen hatte, worauf sie im Verlauf einer Stunde langsamer wuchs, um am Ende derselben etwa das 35fache ihrer ursprünglichen Grösse zu erreichen. Vermuthlich wirkte bei dem ersten raschen Ansteigen der Empfindlichkeit neben dem schnellen Abklingen der Nachwirkungen vorangegangener Erregungen auch die Adaptation der Pupille (§. 183) mit. Aubert leugnet die hier behauptete Abnahme des Eigenlichts der Netzhaut, da er noch nach stundenlangem Aufenthalt im Finstern den Lichtstaub des Gesichtsfeldes entweder anscheinend ungeschwächt oder sogar erhöht fand. Hiergegen ist jedoch zu bemerken, dass die Versuche über die beim Aufenthalt im Dunkeln eintretenden Veränderungen der Reizschwelle nicht unmittelbar auf die Beobachtungen über die Unterschiedsempfindlichkeit bei schwacher Beleuchtung übertragen werden dürfen. Es kann sehr wohl bei der Verdunkelung zunächst eine Abnahme des Eigenlichts in Folge einer Schwächung der Nachwirkungen vorausgegangener Netzhauterregungen und dann unabhängig hiervon bei längerem Aufenthalt im Finstern eine Erregbarkeitserhöhung sich einstellen. In der That machen es die Beobachtungen wahrscheinlich, dass beide Phänomene neben einander hergehen, und dass bei schwacher Verdunkelung zunächst die Abnahme des Eigenlichts durch Abnahme der Nachwirkungen, bei starker Verdunkelung dann aber wieder die Zunahme desselben in Folge der Erregbarkeitserhöhung zum Ueberwiegen kommt.

Bei schwachen Lichteindrücken ist, wie Förster und Aubert gefunden haben, die Intensität der Empfindung ausser von der absoluten Helligkeit auch von der Grösse der beleuchteten Netzhautstelle abhängig, indem zwei Objecte von verschiedener Helligkeit, deren Lichtstärke bei einem gewissen Gesichtswinkel eben noch unterschieden werden kann, bei einem kleineren Gesichtswinkel gleich hell aussehen. Wahrscheinlich ist diese Erscheinung durch die sphärische Abweichung des Auges bedingt, vermöge deren jeder Bildpunkt von einem lichtschwächeren Zerstreuungskreise umgeben ist, der für das ganze Object mit abnehmendem Gesichtswinkel relativ grösser wird*).

*) Fechner, Elemente der Psychophysik, Bd. 1. Aubert, Physiologie der Netzhaut, Breslau 1864.

Wenn unser Auge verschiedenfarbiges Licht vergleicht, so ist die relative Intensität der Empfindungen nicht bloss von der Intensität, sondern auch von der Qualität der Farbeneindrücke abhängig. Die Untersuchung zeigt, dass diese Abhängigkeit der Intensität der Lichtempfindung von der Lichtqualität oder Schwingungsdauer des Aethers zugleich eine Function der Lichtstärke oder Schwingungsamplitude ist, indem die brechbarsten Strahlen bei intensiver Beleuchtung heller als die minder brechbaren und umgekehrt diese bei schwacher Beleuchtung heller als die brechbareren erscheinen. In grellem Tageslichte erscheinen z. B. blaue und violette Farben matt im Vergleich mit rothen oder gelben, in der Abenddämmerung dagegen werden blaue oder violette Gegenstände noch in ihrer Farbe wahrgenommen, indess rothe schon schwarz aussehen. Hieraus ergibt sich, 1) dass die Reizschwelle der brechbareren Strahlen bei einer geringeren Lichtstärke liegt und 2) dass die Intensität der Empfindung, die durch Licht verschiedener Schwingungsdauer erzeugt wird, mit der Zunahme der objectiven Lichtintensität nach einem verschiedenen Gesetze wächst, indem bei den brechbareren Strahlen die Lichtempfindung mit Zunahme der Lichtstärke anfangs schneller und später langsamer zunimmt, als bei den minder brechbaren Strahlen.

In Fig. 109 würde hiernach die Curve a b dieses Gesetz des Wachsthums für die violetten, die Curve a c dasselbe für die rothen Strahlen ausdrücken. Zugleich ist aus dieser Figur ersichtlich, dass es für je zwei Farben eine gewisse Lichtintensität (d) geben muss, bei welcher auch die Empfindungsintensität gleich ist. Folgt man der Hypothese von Th. Young, so muss man zur Erklärung dieser Thatsachen annehmen, dass in den dreierlei Endorganen die Abhängigkeit der Empfindungsstärke von der Lichtstärke in der angegebenen Weise sich unterscheide *).

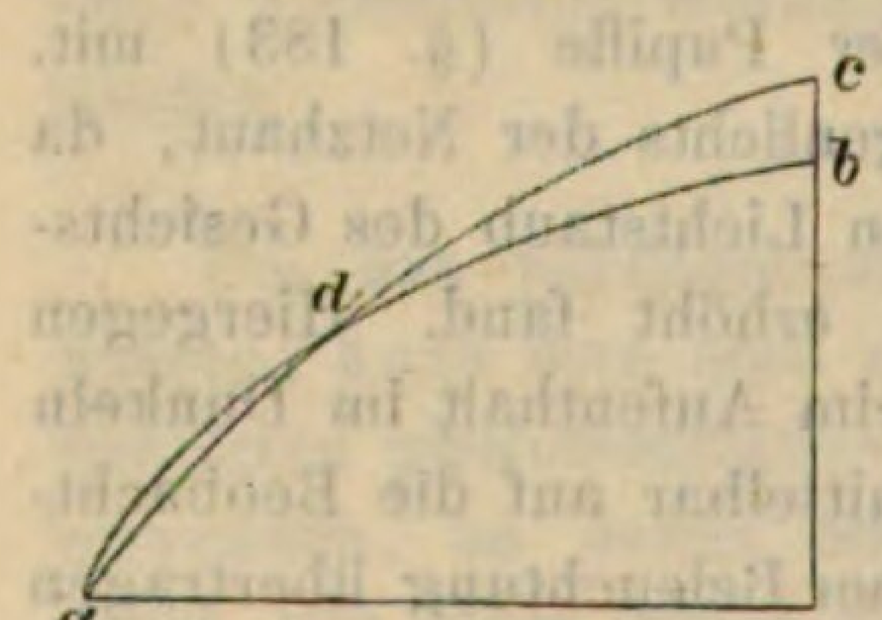


Fig. 110.

§. 191. Verlauf und Nachwirkungen der Netzhauterregung.

1) Der Verlauf der Netzhauterregung gleicht dem Erregungsverlauf in den Nerven. Die Erregung beginnt kurze Zeit nach geschehener Einwirkung des Reizes, und sie dauert nach dem Aufhören desselben noch einige Zeit an. Hierauf beruht es, dass hinreichend schnell wiederholte Lichteindrücke ähnlicher Art dieselbe Wirkung auf das Auge ausüben wie eine continuirliche Beleuchtung. Wenn man auf der Scheibe des Farbenkreisels abwechselnd schwarze und weisse Sectoren oder Sectoren von verschiedener Farbe anbringt, so entsteht daher dort Grau, hier eine Mischfarbe, und die Lichtstärke der Mischung ist annähernd

*) Dove, Poggendorff's Annalen, Bd. 85. Helmholtz, ebend. Bd. 94.

eben so gross, als wenn das äussere Licht selbst unmittelbar gemischt worden wäre. Misst man diejenige Umlaufsgeschwindigkeit des Farbenkreisels, bei welcher die Eindrücke zusammenfliessen, so ergibt sich hieraus die Zeit, während welcher die Netzhauterregung gleichmässig andauert. In den Versuchen von Plateau, Lissajou, Helmholtz u. A. wechselt diese Zeit zwischen $^1/_{50}$ und $^1/_{30}$ Sec. Dabei zeigt sich, dass dieselbe mit der Zunahme der Lichtstärke abnimmt. Hieraus folgt, dass die Netzhauterregung um so schneller an Intensität sinkt, je stärker der Reiz ist. Dagegen nimmt die ganze Dauer der Erregung mit wachsendem Reize zu. Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man momentane Lichtreize von verschiedener Intensität auf das Auge einwirken lässt. Die intensiveren Reize zeigen hier immer eine längere Nachdauer.

Auf der Verschmelzung rasch sich folgender Eindrücke in eine continuirliche Empfindung beruht die in §. 189 erörterte Methode der Farbenmischung mittelst des Farbenkreisels. Eine eigenthümliche Complication des Farbenkreisels ist die stroboskopische Scheibe von Stampfer (und Plateau). Dieselbe besteht aus zwei gleichzeitig rotirenden Scheiben, von denen die hintere an ihrer Peripherie eine Anzahl von Figuren hat, welche eine Reihe von Momenten irgend einer periodisch wiederkehrenden Bewegung darstellen, während die vordere eben so viele Oeffnungen besitzt, als Figuren auf der ersten Scheibe vorhanden sind. Wird der Apparat in Bewegung gesetzt, so scheinen die Figuren die Bewegung auszuführen, deren Orte dargestellt sind, ohne sich dabei von der Stelle zu bewegen.

2) Die Nachwirkung der Netzhauterregung besteht theils in der schon erwähnten Nachdauer des Lichteindrucks, nachdem der Reiz zu wirken aufgehört hat, theils in einer Veränderung der Erregbarkeit, wodurch an den zuvor von Lichtreizen getroffenen Netzhautstellen sowohl die Intensität als die Qualität der Empfindung gegenüber neu einwirkendem Lichte verändert wird. Man bezeichnet die durch beide Ursachen hervorgerufenen Erscheinungen als Nachbilder. Solche Nachbilder, in denen die hellen Partieen des Objects ebenfalls hell, die dunkeln dunkel sind, heissen positive Nachbilder; solche dagegen, in denen die hellen Partieen dunkler, die dunklen heller als am Object erscheinen, nennt man negative Nachbilder. Waren die Lichteindrücke farbig, so kann das Nachbild entweder in den nämlichen oder in den complementären Farben erscheinen; man unterscheidet daher auch gleichfarbige und complementäre Nachbilder. Als unmittelbare Nachdauer des Lichteindrucks beobachtet man stets ein positives Nachbild, welches in der Regel gleichfarbig ist; durch die Veränderungen der Erregbarkeit gegen äusseres Licht entstehen dagegen negative Nachbilder; letztere sind zugleich in allen Fällen complementär gefärbt.

Die positiven Nachbilder beobachtet man am deutlichsten, wenn man einen Lichteindruck von grosser Intensität auf die zuvor un-

ermüdete Netzhaut eine sehr kurze Zeit einwirken lässt. Man verdecke z. B. dem Auge einen hellen Gegenstand, ziehe nun plötzlich die Hand weg, während das Auge den Gegenstand starr fixirt, um hierauf ebenso schnell das Auge wieder zu verdecken. Man sieht dann ein Nachbild, das dieselben Farben und anfangs auch dieselbe Lichtintensität besitzt wie das Object selber. Dieses Nachbild erlischt allmälig, indem die dunkleren Partieen desselben zuerst verschwinden, und wenn hinreichend Licht in das Auge fällt, so geht es hierbei in das negative Nachbild über. Ebenso erhält man das positive Nachbild, wenn man in dunkler Nacht einen Stern oder ein fernes Licht sehr kurze Zeit betrachtet und hierauf das Auge bewegt, man sieht dann die Bewegung, die das Nachbild mit dem Auge macht, in Form einer Lichtlinie.

Während das positive Nachbild um so länger dauert, je kurzdauernder der Lichteindruck ist, wächst umgekehrt die Dauer des negativen Nachbildes mit der Dauer des Lichteindrucks. Bedingung zu seiner Erzeugung ist ferner, dass man nicht, wie bei der Beobachtung des positiven Nachbilds, das Gesichtsfeld verdunkle, sondern dass man dasselbe, da ja das negative Nachbild auf einer Veränderung der Erregbarkeit gegenüber äusserm Lichte beruht, in einem von der Intensität des vorangegangenen Lichteindrucks abhängigen Maasse erleuchtet. Je heller dieser war, um so heller muss auch nachher das Licht sein, bei dessen Erregung das Nachbild empfunden wird. Doch sind die Bedingungen am günstigsten, wenn dieses Licht etwas kleiner bleibt als die Lichtstärke des ursprünglichen Objectes. Man betrachte z. B. längere Zeit unverwandt ein weisses Quadrat auf schwarzem Grunde und blicke dann mit dem Auge auf ein weisses Papier: man sieht nun das Nachbild als schwarzes Quadrat auf dem weissen Grunde. Auch hier beobachtet man, dass das Nachbild um so länger dauert, je lichtstärker das Object war. So verschwinden in dem angeführten Beispiel zuerst die Ränder des dunkeln Nachbildes, die von den Irradiationsrändern des Objectes herrühren; man kann also vermittelst des allmäligen Abblassens der Nachbilder Lichtstärken unterscheiden, die man bei unmittelbarer Betrachtung der Objecte nicht zu unterscheiden vermag. Dieselbe Beobachtung kann man in noch auffallenderer Weise an dem dunkeln Nachbild der Sonne machen.

Die angeführten Erscheinungen erklären sich, wenn man das negative Nachbild als eine Ermüdungserscheinung auffasst. Hat auf eine begrenzte Stelle der Netzhaut längere Zeit weisses Licht eingewirkt, so ist nun diese Stelle ermüdet, wird also bei nachheriger Betrachtung einer ausgedehnten hellen Fläche weniger erregt als die benachbarten Netzhauttheile, es erscheint somit ein dunkler Fleck auf der hellen Fläche, welcher genau der Ausdehnung der ermüdeten Stelle entspricht. Ebenso verhält es sich, wenn das Object farbig war. Ist eine Netzhautstelle für eine bestimmte Farbe ermüdet, so wird sie bei gleichmässiger Erleucht-

ung mit weissem Licht von den Strahlen der jener Farbe entsprechenden Schwingungsdauer weniger erregt und verhält sich daher so, als wenn sie vom Licht der complementären Farbe gereizt würde, daher die negativen Nachbilder farbiger Objecte stets complementär sind. Dass in der That auf diese Weise die Netzhaut bei länger dauernder Reizung ermüdet, kann man auch schon aus dem Schwächerwerden der Lichteindrücke schliessen, wenn dieselben längere Zeit einwirken: man beobachtet z. B., dass ein helles Object bei längerer Betrachtung an Helligkeit, ein farbiges Object an Entschiedenheit der Farbe verliert. Alle diese Beobachtungen können leicht aus der Young'schen Hypothese abgeleitet werden. Doch kommen hierbei noch einige andere Ercheinungen vor, welche weitere Voraussetzungen nothwendig machen.

Hierher gehört zunächst die Thatsache, dass nicht bloss farbige sondern auch weisse Objecte farbige Nachbilder geben, in denen dann die Farben meistens in einer bestimmten Reihenfolge zu wechseln pflegen. Man nennt diese Erscheinung das farbige Abklingen der Nachbilder. Die gewöhnliche Farbenfolge, durch welche nach momentaner Anschauung eines weissen Objectes im dunkeln Gesichtsfelde das positive in das gewöhnliche negative Nachbild übergeht, ist nach den Beobachtungen von Fechner, Séguin und Aubert: Weiss, Blau, Violett, Roth. Lässt man während des Abklingens Licht in's Auge treten, so kommt im Allgemeinen das Nachbild in die späteren Stadien seiner Farbenentwicklung, es schreitet zurück, wenn man das Licht wieder schwächt. Nach Ablauf der obigen Farbenreihe hört im dunkeln Gesichtsfeld die Empfindung ganz auf, im hellen bleibt das graue negative Nachbild zurück. Lässt man das weisse Object länger einwirken, so dass die Netzhaut in höherem Grade ermüdet, so sieht man an demselben schon während der Betrachtung Farbenwandlungen. Das Object färbt sich nach Fechner zuerst gelb, dann bläulich, rothviolett und zuletzt roth. Wenn nach längerer Einwirkung von weissem Licht das Nachbild auf dunklem Grund beobachtet wird, so klingen die Farben nach Brücke in folgender Reihe ab: Grün, Blau, Violett, Roth. Fechner dagegen unterscheidet fünf Phasen: Weiss, Blau, Grün, Roth und Blau; auch hier führt Erhellung des Grundes die späteren Phasen herbei. Lässt man nicht weisses Licht sondern gesättigte Farben einwirken, so stellt sich ebenfalls ein Abklingen ein, das jedoch viel einfacher ist: zuerst schwindet die vorherrschende Farbe, das Nachbild wird dadurch grau, und dann erst tritt die Complementärfarbe hervor, dazwischen liegen aber meist noch leisere Uebergangsfarben.

Die meisten dieser Erscheinungen, namentlich des farbigen Abklingens der Nachbilder weisser Objecte, erklären sich, wenn man mit Plateau annimmt, dass das Auge für die verschiedenen Farben in verschiedenem Grade ermüdet. Es genügt, diese Verschiedenheit der Ermüdung auf die drei Grundfarben, Roth, Grün und Violett, zu beschrän-

ken, also, anschliessend an die Young'sche Theorie, anzunehmen, dass die Erschöpfung der dreierlei Endorgane mit verschiedener Geschwindigkeit geschehe, und zwar muss nach den oben angeführten Beobachtungen zuerst die Empfindlichkeit für Grün, dann für Violett und zuletzt für Roth abgestumpft werden. Die Differenzen, die namentlich in Bezug auf die längere Bestrahlung der Netzhaut zwischen den Angaben einzelner Beobachter sich finden, mögen leicht auf individuelle Verschiedenheiten in dem Mengeverhältniss der Endorgane, worauf die Erscheinungen der Farbenblindheit schon hinweisen, zurückzuführen sein.

In eigenthümlicher Weise kommt das farbige Abklingen der Nachbilder am Farbenkreisel zum Vorschein, wenn man dessen Scheibe aus schwarzen und weissen Sectoren zusammensetzt und ihn nicht in so schnelle Bewegung versetzt, dass ein continuirlicher Eindruck entstehen kann. Es wird dann ein mit Farbenerscheinungen verbundenes Flimmern beobachtet. Immer tritt dabei am vorangehenden Rande eines jeden schwarzen Sectors eine röthliche, an dem hinterher folgenden eine bläuliche Färbung auf. Hieraus ist zu schliessen, dass auch das Maximum der Erregung von den verschiedenen Farben in einer verschiedenen Zeit erreicht wird, und zwar muss es für Roth am frühesten, für Grün am spätesten eintreten.

Aus der Combination der Erscheinungen des Abklingens von Nachbildern ruhender und bewegter Objecte lässt sich somit das durch die Fig. 111 dargestellte Gesetz für die Nachwirkungen der Erregung erschliessen.

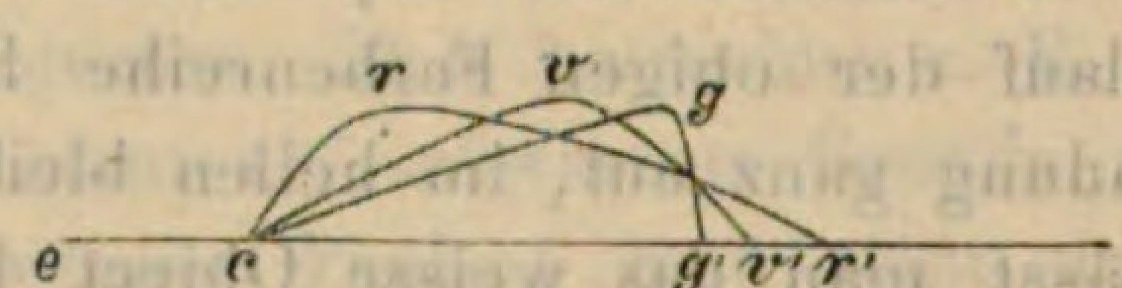


Fig. 111.

Findet bei e die Reizung statt, und beginnt die Erregung bei c, so wird der Verlauf der rothen Erregung durch die Curve c r r', der Verlauf der violetten Erregung durch die Curve c v v' und der Verlauf der grünen Erregung durch die Curve c g g' dargestellt. Mit diesem Verlauf des Abklingens der Netzhauterregung hängt offenbar auch die Beobachtung von Brücke zusammen, dass bei intermittirenden Netzhauterregungen die Intensität der Empfindung von der Geschwindigkeit abhängig ist, mit welcher die Erregungen auf einander folgen. Bringt man also an einer rotirenden Scheibe schwarze und weisse Sectoren an, so ist die Intensität des weissen Lichteindrucks von der Rotationsgeschwindigkeit der Scheibe abhängig. Die Erregung ist nach Brücke am stärksten, wenn 17,5 Lichteindrücke in der Secunde auf einander folgen, also ungefähr halb so viel als erforderlich ist, um gleichmässiges Grau hervorzurufen. Wahrscheinlich liegt dieses Maximum der Erregung bei jener Geschwindigkeit der aufeinanderfolgenden Eindrücke, bei welcher jeder Eindruck eben Zeit hat auf das Maximum seiner Wirkung anzusteigen, bevor ihm ein neuer Eindruck folgt.

In anscheinendem Widerspruch mit der Ermüdungstheorie steht die Thatsache, dass nicht selten auch im dunkeln Gesichtsfeld, also bei Ausschluss aller äussern

Lichtreize, das positive Nachbild eines farbigen Objectes unmittelbar in ein complementäres Nachbild übergeht. Dieses positive complementäre Nachbild, das zuerst von Purkinje beobachtet und dann von Brücke näher untersucht wurde, kommt nur im dunkeln Gesichtsfelde vor. Auch diese Erscheinung lässt sich aus der Ermüdungstheorie ableiten, wenn man erwägt, dass die Netzhaut selbst im Dunkeln nie vollkommen unerregt ist (§. 188): das positive complementäre Nachbild wäre hiernach als ein durch das Eigenlicht der Netzhaut hervorgebrachtes complementäres Nachbild aufzufassen.

Die positiven sowohl wie die negativen Nachbilder sind schon seit langer Zeit beobachtet. Meistens wurden aber die negativen Nachbilder gleich den positiven auf eine selbständige Erregung der Netzhaut bezogen, so namentlich von Plateau. Fechner stellte dagegen zuerst für die negativen Nachbilder die Ermüdungstheorie auf, die Uebereinstimmung derselben mit der Young'schen Hypothese hat Helmholtz dargethan *).

§. 192. Die Contrasterscheinungen.

Unter den Contrasterscheinungen begreift man eine Anzahl von Veränderungen der Empfindung, welche durch die gleichzeitig und neben einander geschehende Einwirkung verschiedener Lichtabstufungen oder verschiedener Farben erzeugt werden. In engerem Sinne versteht man unter Contrast eine solche Veränderung der Empfindung, welche nicht in physischen Veränderungen der Netzhaut, sondern in einer Vergleichung der Lichteindrücke ihren Grund hat.

Wir schliessen damit aus dem Gebiet der Contrasterscheinungen namentlich alle Nachbilderphänomene aus. Diese wirken häufig in gleichem Sinne wie der Contrast und können sich auch mit den Contrasterscheinungen vermengen. Im Allgemeinen unterscheiden sie sich aber von dem eigentlichen Contraste immer dadurch, dass bei ihnen eine und dieselbe Stelle der Netzhaut successiv von verschiedenen Lichtstärken oder von verschiedenen Farben erregt wird. Man hat desshalb diese Erscheinungen auch als successiven Contrast bezeichnet, während man den Contrast, der aus der Vergleichung gleichzeitig neben einander bestehender und also verschiedene Netzhautstellen treffender Eindrücke hervorgeht, simultanen Contrast nennt. Ein successiver Contrast ist es z. B., wenn eine zuvor mit grünem Licht beleuchtete Netzhautstelle von rothem Lichte getroffen wird, letzteres erscheint dann viel gesättigter roth, als wenn es ohne vorherige Veränderung der Netzhaut gesehen worden wäre. Hier beruht aber die Veränderung der Empfindung hauptsächlich auf der Ermüdung der grünen Endorgane, durch die an und für sich schon bei Reizung mit äusserem Licht ein rothes Nachbild entstanden wäre. Aus demselben Grunde verschwindet bei anhaltender Fixation zweier neben einander liegender Farben der Gegensatz allmälig: hier wirkt jede Farbe auf die entsprechenden Endorgane ermüdend, wenn aber diese abgestumpft sind, so kann auch der Farbenunterschied nicht mehr deutlich aufgefasst

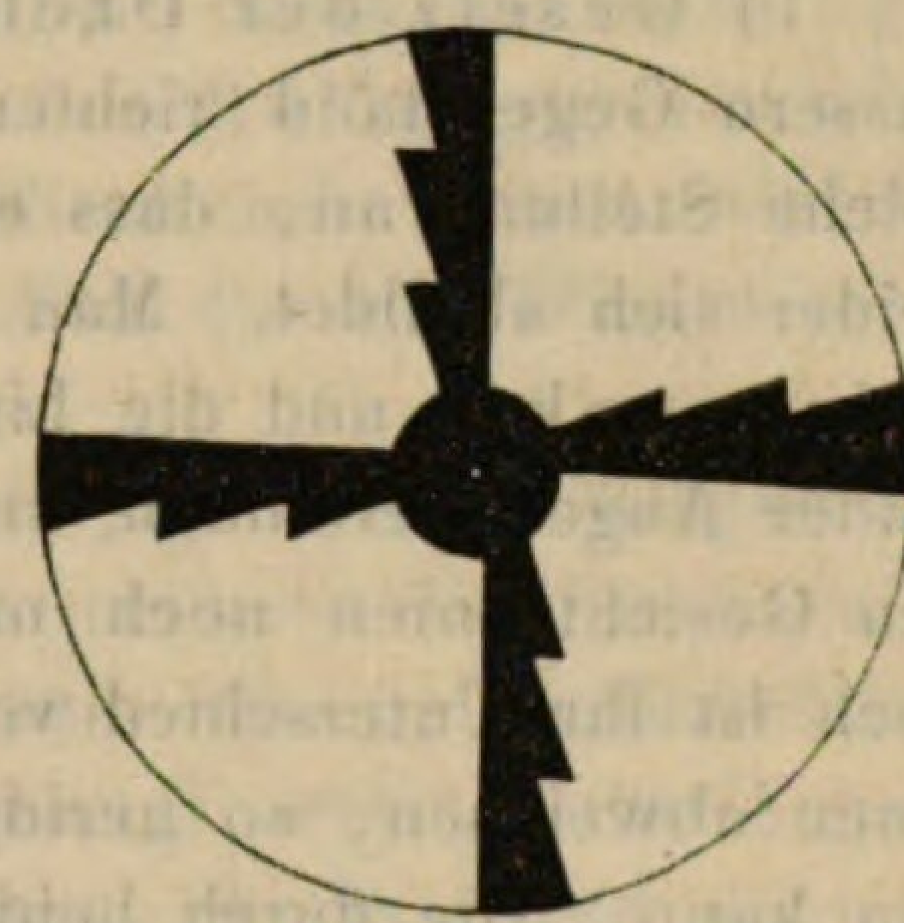
*) Plateau, Poggendorff's Annalen Bd. 23. Fechner, ebend. Bd. 44. Aubert, Physiologie der Netzhaut. Helmholtz, physiolog. Optik. Brücke, Wiener Sitzungsber. Bd. 49.

werden. Brücke hat alle diese Wechselwirkungen der Farbeneindrücke unter dem Namen der Farbeninduction zusammengefasst, diejenige Farbe, welche als die vorzugsweise veränderte erscheint, hat er die inducirte, die andere die inducirende Farbe genannt.

Folgende Versuche geben über die wichtigsten Contrasterscheinungen Aufschluss. Man lege ein graues Papierstückchen auf rothen Grund, das graue Papier erscheint dann grünlich gefärbt. Noch viel deutlicher tritt, wie H. Meyer gefunden hat, die Färbung auf, wenn man das Ganze mit durchscheinendem Briefpapier bedeckt. Zugleich lässt sich bei diesem Versuch sehr deutlich nachweisen, dass der Contrast auf einem vergleichenden Urtheil beruht. Hält man nämlich das von dem Briefpapier bedeckte farbige Papier in einige Entfernung vom Auge, und nähert man dem grün erscheinenden contrastirenden Fleck ein weisses Papier, so wird plötzlich jener Fleck ebenfalls weiss. Das Briefpapier erscheint hierbei wegen des durchscheinenden rothen Grundes gleichmässig röthlich mit Ausnahme der Stelle, wo das graue Stückchen unterliegt. Hier ist es in Wirklichkeit weiss oder hellgrau. Man stellt sich daher vor, unter dem röthlichen Briefpapier liege ein Object, dessen Farbe, wenn sie sich mit dem röthlichen Farbenton mischt, den nämlichen Eindruck wie sonst weisses Licht macht. Diese Farbe kann nur grün sein, da Grau und Roth zusammen Weiss geben. Sobald aber nun ein weisses Papier daneben gehalten wird, ist die Möglichkeit gegeben, die Eindrücke zu vergleichen; diese Vergleichung stellt die Uebereinstimmung beider fest, und es geht so das scheinbare Grün in Weiss über. Ein auffallendes Beispiel von Contrast sind ferner die so genannten farbigen Schatten. Stellt man bei Tageslicht eine Kerze auf, deren Licht röthlich ist, und lässt man diese Kerze einen Schatten auf ein weisses Papier werfen, so sollte der Schatten rein grau erscheinen, da sein Licht bloss vom Tageslicht herrührt; er sieht aber bläulich aus. Offenbar ist hier die Vergleichung mit der umgebenden röthlichen Kerzenbeleuchtung die Ursache. Diese Beleuchtung halten wir für weiss, weil wir gewohnt sind, das diffuse Licht als weiss zu beurtheilen. Wenn aber unser Urtheil derart alterirt ist, dass wir röthliches Licht für weiss halten, so muss uns solches Licht, das in Wirklichkeit weiss ist, blaugrün erscheinen. Erzeugt man daher den Schatten erst, nachdem man die Vergleichung mit dem umgebenden Kerzenlicht dadurch unmöglich gemacht hat, dass man auf die Stelle des Schattens durch eine innen geschwärzte Röhre blickt, so bleibt nach Fechner's Beobachtung diese Stelle unverändert grau; blickt man dagegen auf dieselbe erst durch die Röhre, nachdem man sich zuvor das Urtheil ihrer blauen Farbe festgestellt hat, so bleibt sie umgekehrt unverändert blau, auch wenn das Kerzenlicht wieder hinweggenommen wird.

Sehr schön lassen sich die Farbencontraste auch mittelst des Farbenkreisels erzeugen. Man nehme eine weisse Scheibe mit vier grünen Sectoren, die ungefähr

in der Mitte durch kleine schware Segmente unterbrochen sind. Bei rascher Rotation bekommt man eine hellgrüne Fläche mit einem röthlichen (nicht grauen) Ring. Contraste der Lichtintensität erhält man bei der in Fig. 112 dargestellten Form des Versushs. Hier sollten beim Umdrehen concentrische graue Ringe entstehen, die nach aussen an Helligkeit abnehmen, von denen aber jeder, da in ihm die Winkelbreite der schwarzen Flächenstücke constant ist, auch constante Helligkeit besässe. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern jeder Ring erscheint nach innen, wo sich der nächste dunklere anschliesst, heller, und nach aussen, wo sich der nächste hellere anschliesst, dunkler.


Fig. 112.

Die richtige Erklärung der Contrasterscheinungen, die man früher bald mit den Nachbildern zusammengeworfen bald auf eigenthümliche Wechselwirkungen der Netzhautreizung bezogen hatte (Plateau), wurde zuerst von Fechner angebahnt, der in vielen Fällen den Einfluss des Urtheils nachwies. Diese psychologische Erklärung dehnte Helmholtz auf den simultanen Contrast überhaupt aus und schied zugleich schärfer als bisher davon die Erscheinungen des successiven Contrastes und der sonstigen Farbeninduction *).

C. Verarbeitung der Gesichtsempfindungen zu Vorstellungen.

§. 193. Die Augenbewegungen.

Der Augapfel ist in der von knöchernen Wänden umschlossenen Augenhöhle allseitig von incompressibeln Massen, Fett, Drüsen, Muskeln u. s. w., umgeben. Das Auge kann daher unter normalen Verhältnissen keine Ortsbewegungen sondern nur Drehungen um einen festen Punkt ausführen. Der Drehpunkt des Auges liegt nach Donders durchschnittlich 13,557 Mm. hinter dem Scheitel der Hornhaut und 10 Mm. vor der hintern Fläche der Sclerotica, also der letzteren etwas näher als dem ersteren. Im myopischen Auge, dessen Axe verlängert ist, liegt er noch weiter nach hinten; in dem hinten abgeflachten hyperopischen Auge rückt er nach vorn. Der Drehpunkt fällt somit weder mit dem optischen Mittelpunkt (dem Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen) zusammen, noch würde er, wenn man die der Form des Auges möglichst sich annähernde Kugelfläche beschriebe, mit dem geometrischen Mittelpunkt dieser Kugel identisch sein. Doch lassen sich die Bewegungen des Auges immerhin annähernd als Drehungen einer Kugel um ihren fest bleibenden Mittelpunkt betrachten. Bei der Untersuchung einer der-

*) Fechner, Poggendorff's Annalen, Bd. 44 u. 50. Brücke, ebend. Bd. 84. H. Meyer, ebend. Bd. 95. Helmholtz, physiologische Optik.

artigen Bewegung ist nun 1) das Gesetz festzustellen, nach welchem die Drehungen erfolgen, sodann sind 2) die Kräfte zu zergliedern, welche die Drehungen bewirken.

1) Gesetz der Drehungen. Wenn wir unsere Augen auf einen äussern Gegenstand richten, so nehmen dieselben in der Regel eine solche Stellung an, dass ein und derselbe Punkt auf der Netzhautgrube beider sich abbildet. Man nennt diesen Punkt den Fixations- oder Blickpunkt, und die Linien, welche denselben mit den Drehpunkten beider Augen verbinden, sind die Blicklinien. Diese fallen weder mit den Gesichtslinien noch mit den Visirlinien (§. 182) völlig zusammen, doch ist ihr Unterschied von den ersteren, von welchen sie etwas nach innen abweichen, so gering, dass derselbe meistens vernachlässigt werden kann. Die durch beide Blicklinien gelegte Ebene nennen wir die Blickebene. Eine die beiden Drehpunkte verbindende Gerade heisst Grundlinie; eine die Mitte der Grundlinie halbirende Verticalebene, welche den Kopf in zwei symmetrische Hälften trennt, ist die Medianebene. Die ganze Fläche, welche bei fest gehaltener Stellung des Kopfes der Blickpunkt im äussern Raume durch die Bewegung der Blicklinien erzeugt, heisst das Blickfeld. Diejenigen Flächenräume, welche der Blickpunkt jedes einzelnen Auges beschreiben kann, lassen sich als monoculare Blickfelder von dem binocularen Blickfeld, als dem Flächenraum des gemeinsamen Blickpunktes, unterscheiden. Das letztere wird zum Blickraum des Doppelauges, wenn wir gleichzeitig den Umfang der Tiefenverschiebung des Blickpunktes durch Convergenz in Betracht ziehen. Die Excursionsweite jeder Blicklinie im normalen Auge beträgt ungefähr 87⁰ für die Seitenwendung, und 81⁰ für die Hebung und Senkung, hiernach kann sowohl jedes monoculare wie das binoculare Blickfeld annähernd als kreisförmig begrenzt angesehen werden. Gehen wir von derjenigen Stellung der Blicklinien aus, bei welcher die Blickebene den unendlich entfernten Horizont schneidet und die Blicklinien parallel der Medianebene auf einen unendlich entfernten Punkt eingestellt sind, so lässt sich jede andere Stellung einer Blicklinie bestimmen 1) durch den Hebungswinkel der Blickebene, den wir positiv setzen, wenn sich die Blickebene nach oben (stirnwärts) bewegt, negativ, wenn sie nach unten (kinnwärts) verschoben wird, 2) durch den Wendungswinkel der Blicklinie; letzterer misst die Seitenwendung (nasenwärts und schläfenwärts), nachdem der Hebungswinkel gegeben ist, wir nehmen ihn positiv, wenn die Blicklinie nach rechts, negativ, wenn sie nach links bewegt wird. Nennen wir, um die Stellung des ganzen Auges zu bestimmen, diejenige im Auge feste und daher mit ihm bewegliche Ebene, welche in der oben beschriebenen Ausgangsstellung der beiden Blicklinien mit der Blickebene zusammenfällt, den Netzhauthorizont, so ist die Stellung des ganzen Auges gegeben 1) durch die mit Hülfe des Hebungs- und Wendungswinkels

bestimmte Richtung der Blicklinie und 2) durch den Winkel des Netzhauthorizonts mit der Blickebene: letzteren Winkel bezeichnet man als die Raddrehung oder Rollung. Jede Augenstellung kann daher schliesslich durch drei Winkel gemessen werden: durch den Hebungswinkel h, den Wendungswinkel w und den Rollungswinkel r. Die oben bezeichnete Ausgangsstellung der Blicklinien wollen wir die Fernstellung nennen: in dieser Stellung sollen die drei Winkel h, w und r = null sein.

a) Gesetz der constanten Orientirung. Die Stellungen der Blicklinie, welche durch die Winkel w und h gemessen werden können, sind nun innerhalb der Grenzen des Blickfeldes unserer willkürlichen Wahl überlassen; dagegen bleibt der dritte Winkel, welcher die Augenstellung festsetzt, der Rollungswinkel r, unbestimmt, wir sind nicht im Stande das Auge willkürlich um seine Blicklinie zu rollen. Untersuchen wir aber die Rollungen, welche das Auge bei bestimmten Stellungen der Blicklinie erfährt, so ergibt sich, dass jedem Werthe von h und w eine ganz bestimmte Richtung und Grösse des Winkels r entspricht, die man regelmässig wiederfindet, auf welchem Wege man auch die Blicklinie in ihre Stellung überführen mag. Dieses von Donders gefundene Gesetz, welches wir als Gesetz der constanten Orientirung bezeichnen, lässt sich leicht nachweisen, wenn man in der Fernstellung des Auges durch Betrachtung eines farbigen Streifens ein negatives Nachbild entwickelt und dann die Drehung beobachtet, die das Nachbild bei den Bewegungen des Auges erfährt: diese Drehung ist für jede Stellung der Blicklinie eine constante.

b) Gesetz der Drehung um feste Axen. Jeder wie das Auge um einen festen Punkt drehbare Körper kann aus einer ersten in eine zweite Lage durch Drehung um eine feste Axe übergeführt werden. Wenn also das Auge aus einer Stellung A in eine Stellung B übergeht, so kann, wenn auch in Wirklichkeit dieser Uebergang durch successive Drehung um mehrere Axen erfolgt, doch immer durch Drehung um eine einzige Axe dieselbe Endstellung B herbeigeführt werden. Die Beobachtung zeigt aber, dass man die Stellungen des Auges nicht nur durch Drehungen um feste Axen erzeugt denken kann, sondern dass sie unter gewissen Bedingungen wirklich annähernd auf diese Weise zu Stande kommen. Dies ergibt sich zunächst für alle Drehungen, die in einer blossen Veränderung des Hebungswinkels bestehen. Erzeugt man in der Fernstellung des Auges durch Anblicken eines horizontal ausgespannten farbigen Bandes ein negatives Nachbild, das man dann auf eine in der Entfernung befindliche Wand projicirt, so kann man die Blickebene heben und senken, ohne dass das Nachbild aufhört horizontal zu sein, wie sich leicht durch Vergleichung desselben mit Horizontallinien, die auf der Wand gezogen wurden, nachweisen lässt. Da sich demnach in diesem Fall von den drei Winkeln h, w und r nur h verändert hat, so

muss die Drehung um eine feste Axe erfolgt sein, welche mit der Grundlinie zusammenfällt. Wendet man dagegen die Blicklinien von der Fernstellung ausgehend seitwärts, so bleibt ein anfänglich horizontales Nachbild nicht horizontal, sondern es ist mit dieser Seitenwendung eine Rollung des Auges um die Blicklinie verbunden. Hieraus folgt, dass die Seitenwendung von der Fernstellung aus jedenfalls nicht um eine Axe geschieht, die auf der ersten und zweiten Stellung der Blicklinie senkrecht steht. Senkt man nun aber die Blickebene etwas, so dass sie einen bestimmten, für jedes Individuum annähernd constanten, negativen Winkel mit dem Netzhauthorizont bildet, so ergibt sich, dass von dieser Stellung aus das Auge nach innen und aussen gewendet werden kann, ohne dass das zur Beobachtung der Augenstellung benützte Nachbild sich dreht. Für die Seitenwendungen in dieser Lage der Blicklinie wird somit die Stellungsänderung des ganzen Auges wieder nur durch einen Winkel, den ⦜ w, gemessen, und es muss also die Drehung um eine Axe erfolgt sein, welche im Drehpunkt auf der Blickebene senkrecht steht. Die in dieser Weise ausgezeichnete Stellung der Blicklinie nennt man die **Primärstellung**; sie ist nach obigem als diejenige Augenstellung zu definiren, von der ausgehend reine Hebung oder reine Seitenwendung der Blicklinie mit keiner Raddrehung verbunden ist. Bringen wir nun das Auge aus der Primärstellung in eine zweite Lage, die aus Hebung und Wendung combinirt ist, so zeigt sich wieder eine die Rollung anzeigende Drehung des ursprünglich horizontalen Nachbildes. Denken wir uns, um die Richtung der Raddrehung zu bestimmen, die vordere Halbkugel des Auges vom Drehpunkt aus betrachtet, so können wir die Rollung positiv nennen, wenn sie wie ein Uhrzeiger von links nach rechts geht, negativ im umgekehrten Falle: es entsprechen dann bei erhobener Blickebene den Seitenwendungen nach rechts Rollungen nach links und den Seitenwendungen nach links Rollungen nach rechts. Bei gesenkter Stellung der Blickebene entsprechen den Seitenwendungen nach rechts auch Rollungen nach rechts und den Seitenwendungen nach links Rollungen nach links; wenn also der Erhebungs- und Wendungswinkel gleiche Vorzeichen haben, so ist die Rollung negativ, wenn jene ungleiche Vorzeichen haben, so ist die Rollung positiv. Die Curven $b_1 b_1$, $b_2 b_2$ u. s. w. (Fig. 113) stellen diese Drehungen dar, wenn $\beta\beta$ das ursprünglich den Netzhauthorizont deckende horizontale Nachbild und a der Blickpunkt in der Primärstellung ist. Anders gestaltet sich die Erscheinung, wenn man in der Primärstellung ein zum Netzhauthorizont senkrechtes Nachbild $\gamma\gamma$ erzeugt. Wendet man jetzt in den verschiedenen Höhestellungen der Blickebene die Blicklinie nach rechts und links, so zeigt das verticale Nachbild Drehungen, die den Drehungen $b_1 b_1$, $b_2 b_2$.... des Netzhauthorizonts gerade entgegengesetzt sind: wir haben sie durch die Linien $c_1 c_1$, $c_2 c_2$ u. s. w. dargestellt. Die Ursache dieser Erscheinung ist folgende: Denken wir uns in der Primärstellung

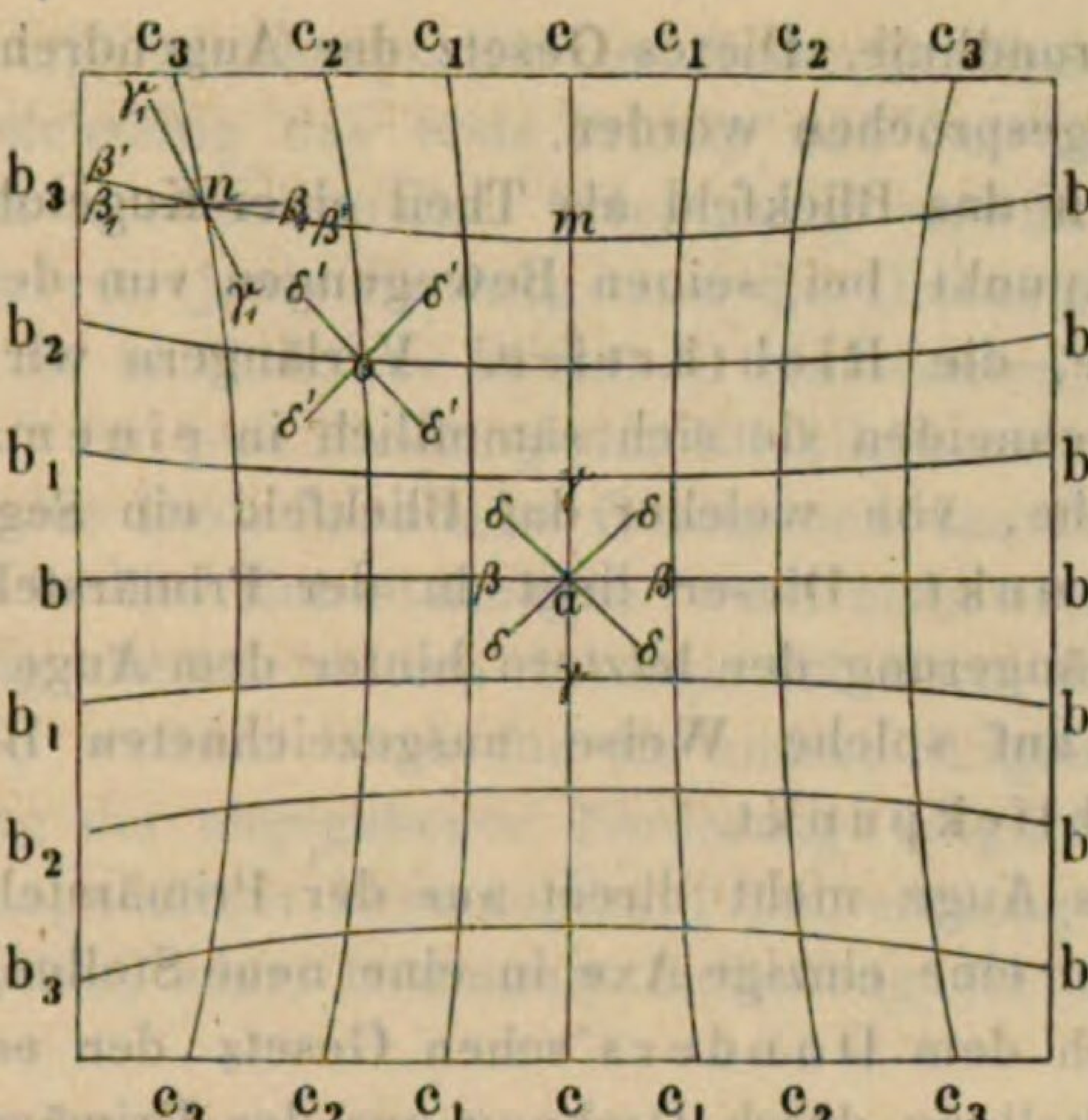


Fig. 113.

durch den Blickpunkt a eine in der Blickebene dem Netzhauthorizont parallele Linie $\beta\beta$ und eine auf der Blickebene senkrechte $\gamma\gamma$ gezogen und nun die Blicklinie sammt den Linien $\beta\beta$ und $\gamma\gamma$, so wie wir es oben voraussetzten, bewegt, also zuerst etwa nach m erhoben und dann seitwärts nach n gedreht, so wird, wenn wir annehmen, das Auge erführe während dieser Bewegungen keine Rollung um die Blicklinie, die Linie $\beta\beta$ parallel ihrer ursprünglichen Richtung nach $\beta_1\ \beta_1$ auf die Wand projicirt werden, die Linie $\gamma\gamma$ aber wird im Vergleich mit ihrer ursprünglichen Richtung nach links gedreht erscheinen ($\gamma_1\ \gamma_1$). Gerade so wie diese Linien, die wir uns mit der Blicklinie bewegt dachten, werden aber im Auge erzeugte ursprünglich horizontale und verticale Nachbilder sich verhalten. Erfährt also das Auge eine wirkliche Rollung nach rechts, so wird das Nachbild $\beta\beta$ die Richtung b_3 n, das Nachbild $\gamma\gamma$ aber die Richtung c_3 n annehmen. Aehnlich lässt dies für das ganze Blickfeld sich nachweisen. Zieht man nun durch den Punkt a geneigte Linien, so wird die Drehung des Nachbilds derselben im Allgemeinen kleiner als die Drehung von $\beta\beta$ und $\gamma\gamma$, und zwei Richtungen $\delta\delta$ des Nachbildes gibt es, bei der dasselbe nach der Ueberführung in eine neue Stellung o parallel seiner ursprünglichen Richtung geblieben ist. Führen wir die Blicklinie direct aus der Stellung a in die Stellung o über, so hat sich aber das Auge wieder um eine feste Axe gedreht, die auf der ersten und zweiten Stellung der Blicklinie senkrecht steht. Ferner ist ersichtlich, dass diese Drehungsaxe in derselben Ebene liegt wie die beiden Axen, um welche das Auge aus der Primärstellung sich hebt und seitwärts wendet. Die sämmtlichen Drehungen von der Primärstellung aus geschehen somit um Axen, die in einer einzigen Ebene liegen. Die letztere, die wir als Axenebene bezeichnen wollen, steht auf der Blickebene senkrecht, und sie schneidet

dieselbe in der Grundlinie. Dieses Gesetz der Augendrehungen ist zuerst von Listing ausgesprochen worden.

Betrachten wir das Blickfeld als Theil einer Kugeloberfläche, so beschreibt der Blickpunkt bei seinen Bewegungen von der Primärstellung aus grösste Kreise, die Richtkreise. Verlängern wir diese grössten Kreise, so durchschneiden sie sich sämmtlich in einem Punkt der ganzen Kugeloberfläche, von welcher das Blickfeld ein Segment bildet, in dem Occipitalpunkt. Dieser liegt in der Primärstellung der Blicklinie auf der Verlängerung der letztern hinter dem Auge dem Blickpunkt gegenüber: den auf solche Weise ausgezeichneten Blickpunkt nennt man den Hauptblickpunkt.

Geht nun das Auge nicht direct aus der Primärstellung und nicht durch Drehung um eine einzige Axe in eine neue Stellung über, so kann man dennoch nach dem Donders'schen Gesetz der constanten Orientirung die neue Stellung durch Drehung aus der Primärstellung und um eine feste Axe hervorgebracht denken. Die aus dem Listing'schen Gesetz berechneten Werthe des zu jedem Werth von h und w gehörigen Winkels r gelten also allgemein, wie auch in Wirklichkeit die Blicklinie in die durch h und w bestimmte Stellung gelangt sein mag.

Die Bedeutung des Drehungsgesetzes für die Gesichtswahrnehmungen erhellt zum Theil schon unmittelbar aus den bisherigen Betrachtungen. Offenbar werden wir uns nämlich in Bezug auf das Lageverhältniss äusserer Objecte dann am leichtesten orientiren können, wenn 1) bei der wiederholten Ueberführung in eine gegebene Augenstellung die einzelnen Punkte eines in dieser Stellung fixirten Objectes immer wieder auf denselben Netzhautpunkten sich abbilden, und wenn 2) beim Uebergang des Blicks von einem gegebenen Punkt zu einem andern sich das Netzhautbild nur in der Richtung der Bewegung, also geradlinig verschiebt, von welcher Anfangsstellung das Auge ausgehen möge. Das erste dieser Principien, welches wir mit Helmholtz als Princip der leichtesten Orientirung für die Ruhestellungen bezeichnen, ist offenbar durch das Donders'sche Gesetz der constanten Orientirung verwirklicht. Das zweite, welches wir das Princip der leichtesten Orientirung für die Bewegungen nennen wollen, ist durch das Listing'sche Gesetz wenigstens annähernd erfüllt. Jenes Princip fordert nämlich, dass von jeder Augenstellung aus die Drehung um feste Axen erfolge, die in einer einzigen Ebene liegen, auf welcher die Blicklinie senkrecht steht. Diese Forderung ist in der That verwirklicht für alle Bewegungen von der Primärstellung aus. Sie trifft aber nicht mehr vollständig zu für die Bewegungen, die von andern Augenstellungen ausgehen, da hier immer Raddrehungen eintreten, so dass die Punkte des Blickfeldes bei der Bewegung des Auges sich nicht mehr geradlinig verschieben, sondern immer gleichzeitig eine Drehung in Bezug auf den Blickpunkt erfahren. Es ist aber leicht einzusehen, dass die Forderung

des zweiten Princips überhaupt nur in dieser Beschränkung erfüllt sein kann, wenn gleichzeitig das erste Princip und das mit ihm zusammenhängende Gesetz der constanten Orientirung verwirklicht sein sollte. Würden nämlich von jeder Stellung aus die Drehungen um constante Axen erfolgen, die in einer zur Blicklinie senkrechten Ebene liegen, so würde es offenbar für jede Richtung der Blicklinie unendlich viele Orientirungen geben, das Donders'sche Gesetz und das Gesetz der leichtesten Orientirung für die Ruhestellungen wäre nicht mehr erfüllt. Unter der Voraussetzung dieses letztern Princips ist aber das Listing'sche Gesetz dasjenige, welches auch für die andern Augenstellungen ausser der Primärstellung der angegebenen Forderung möglichst nahe kommt. Zudem hat die Lage dieser bevorzugten Primärstellung selbst, wie wir noch sehen werden, eine bestimmte Bedeutung für die Gesichtswahrnehmungen.

Das Listing'sche Gesetz ergibt, wenn man die Werthe von h und w von der Primärstellung aus rechnet, für die Beziehung dieser Winkel zu dem Winkel r folgende Gleichung:

$$-\text{tgt. } r = \frac{\sin. h. \sin. w}{\cos. h + \cos w}.$$

Uebrigens ist dieses Gesetz nur eine erste Annäherung; insbesondere verliert dasselbe seine Giltigkeit: 1) Bei umfangreicheren Drehungen des Auges, also in den Seitentheilen des Blickfeldes; man kann sich diese Abweichungen dadurch erzeugt denken, dass diejenige Linie, um welche von der Primärstellung aus keine Rollung erfolgt, zwar der Blicklinie sehr nahe liegt, aber im Allgemeinen nicht ganz mit ihr zusammenfällt. Wird die Abweichung jener atropen Linie von der Blicklinie grösser, so müssen dann auch merkliche Abweichungen vom Listing'schen Gesetze eintreten. 2) Bei Convergenzbewegungen; stellt man die Blicklinien von der Fernstellung ausgehend convergirend auf einen Punkt ein, so zeigen die Augen, wie Volkmann beobachtete, eine stärkere Rollung, als nach dem Listing'schen Gesetz zu erwarten wäre, und als sie erfahren, wenn die Blicklinien einander parallel um gleich grosse Hebungs- und Wendungswinkel abgelenkt sind. Im Ganzen verhält sich das Auge für Convergenzbewegungen so, als wenn es eine tiefere Primärstellung besässe. Die beiden hier angeführten Abweichungen scheinen übrigens bei verschiedenen Individuen in sehr verschiedener Stärke entwickelt zu sein. Endlich findet man, dass das Auge während seiner Bewegungen nicht vollkommen dem Listing'schen Gesetze folgt. Dies lässt sich auf folgendem Wege nachweisen. Entwickelt man durch kurzes Fixiren eines leuchtenden Punktes ein positives Nachbild, so muss, wenn das Listing'sche Gesetz verwirklicht ist, bei der Bewegung von der Primärstellung aus dieses Nachbild eine gerade Linie beschreiben. Dies ist aber in der Regel nicht der Fall, sondern bei allen Bewegungen, bei denen gleichzeitig Hebung oder Senkung und Seitwärtswendung stattfindet, pflegt das Nachbild als eine schwach gekrümmte Lichtlinie zu erscheinen*).

Auch von dem Donders'schen Gesetz der constanten Orientirung finden sich kleine Abweichungen. Wenn man das Auge sehr ausgiebige Drehungen

*) Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinnesw., 3.

ausführen lässt, ehe man es auf einen bestimmten Punkt einstellt, so findet man zuweilen, dass dasselbe erst nach einiger Zeit seine constante Orientirung annimmt. Helmholtz hat ferner folgenden Versuch angegeben, bei dem sich bleibende Abweichungen zeigen. Wenn man zwei auf einander gelegte Prismen, durch die man parallel den Hypotenusenflächen blickt, so gegen einander dreht, dass eine schwache Schiefstellung der äussern Objecte eintritt, so erhält man, wenn man einen Gegenstand mit dem einen Auge frei, mit dem andern durch die Prismen ansieht, zunächst gekreuzte Doppelbilder; diese schwinden aber allmälig, und wenn man die Prismen fortnimmt, so erscheinen nun anfänglich Doppelbilder. Bei Helmholtz betrug die äusserste Drehung, die auf diese Weise hervorgebracht werden konnte, $3\frac{1}{2}$ Grad.

Zur Untersuchung der Drehungsgesetze des Auges hat man sich folgender Methoden bedient: 1) Der oben erwähnten Prüfung der Augenstellung mit Hülfe von Nachbildern. Diese von Ruete vorgeschlagene Methode hat Donders zuerst angewandt und mit ihrer Hülfe das Gesetz der constanten Orientirung gefunden. Ausserdem haben sich Ruete, ich selbst und zuletzt Helmholtz dieser Methode bedient. 2) Der Methode der Doppelbilder: hierbei untersucht man die Neigungen, welche die Doppelbilder eines verticalen Stabes bei verschiedenen Augenstellungen annehmen, um aus diesen Neigungen die Raddrehungen zu berechnen. Diese Methode haben Meissner und Recklinghausen zur Prüfung des von Listing vermuthungsweise ausgesprochenen Drehungsgesetzes benützt. Meissner fand mit Hülfe derselben die Primärstellung sowie die Thatsache, dass bei reinen Hebungen und Seitenwendungen von der Primärstellung aus keine Rollung eintrete; für die übrigen Augenstellungen schienen aber Meissner's Beobachtungen das Listing'sche Gesetz nicht zu bestätigen. 3) Der Methode der Beobachtung des blinden Flecks: bei dieser von Fick und Meissner befolgten Methode bestimmt man die Raddrehungen mit Hülfe der Lageänderungen, welche einem geeigneten Gesichtsobject gegeben werden müssen, damit dasselbe bei jeder Blickstellung durch Deckung des blinden Flecks verschwinde. Unter den hier aufgeführten Methoden ist die erste die geeignetste, um sowohl das Gesetz der constanten Orientirung wie das Drehungsgesetz zu prüfen. Man befestigt dabei am zweckmäzsigsten ein horizontales rothes Band, dessen Mittelpunkt als Fixationspunkt dient, auf einer grauen Wand, die durch verticale und horizontale Linien in Felder eingetheilt ist. Um die Richtung der Primärstellung der Blicklinie in Bezug auf den Kopf zu fixiren, benützt man nach Helmholtz' Vorschlag ein Brettchen (Fig. 114), an welchem ein Visir-

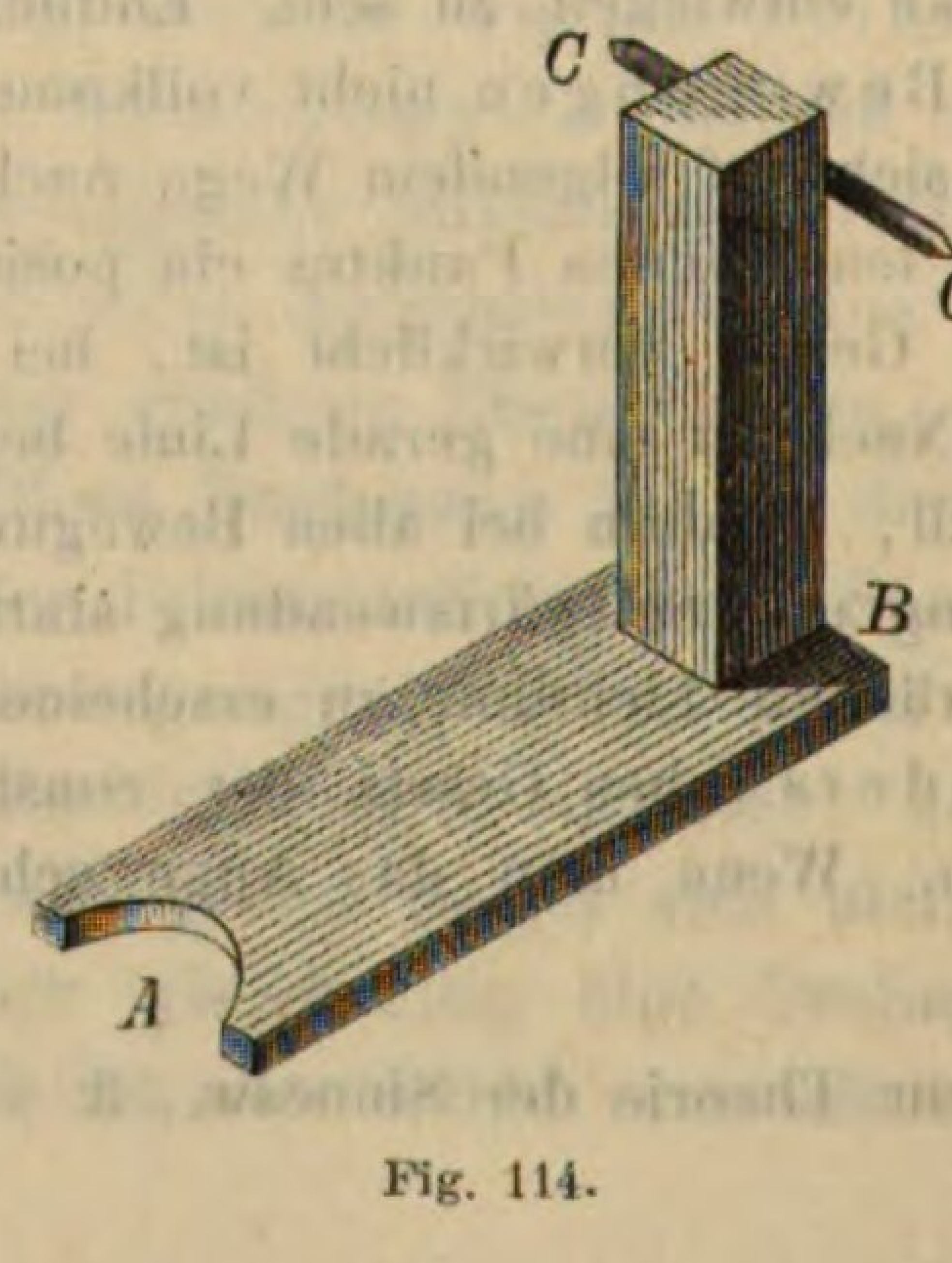


Fig. 114.

zeichen C C befestigt ist. Das Brettchen wird zwischen die Zähne genommen, nachdem man bei A einen Wulst von heissem Schellack angebracht hat, in welchem man, so lange er noch nicht fest geworden ist, die Zahnreihen abdrückt. indem man das Brettchen fest zwischen die Zähne nimmt. Das Visirzeichen C C, das mit Wachs befestigt ist, wird gleich der Entfernung der Drehpunkte gemacht (was man daran erkennt, dass bei der Fixation eines entfernten Objects die Enden der Doppelbilder des Zeichens gerade an einander stossen). Ist dies geschehen, so verschiebt man C C, an dessen Enden man vorbei nach dem Fixationspunkte visirt, so lange in verticaler Richtung, bis das Nachbild bei den Seitenwendungen und Hebungen der Augen sich parallel bleibt: die so gefundene Stellung ist die Primärstellung *)

2) Zergliederung der Muskelwirkungen. Jeder der sechs Augenmuskeln (Fig. 89 S. 522) dreht das Auge um eine Axe, welche auf einer durch den Ursprungs- und Ansatzpunkt des Muskels gelegten Ebene, der Muskelebene, im Drehpunkte senkrecht steht. Construirt man hiernach die sechs Axen, so fallen von denselben je zwei, nämlich diejenigen der zwei Antagonisten, in ihrer Richtung nahehin zusammen. Stellt Fig. 115 einen horizontalen Durchschnitt des linken Auges dar, so steht

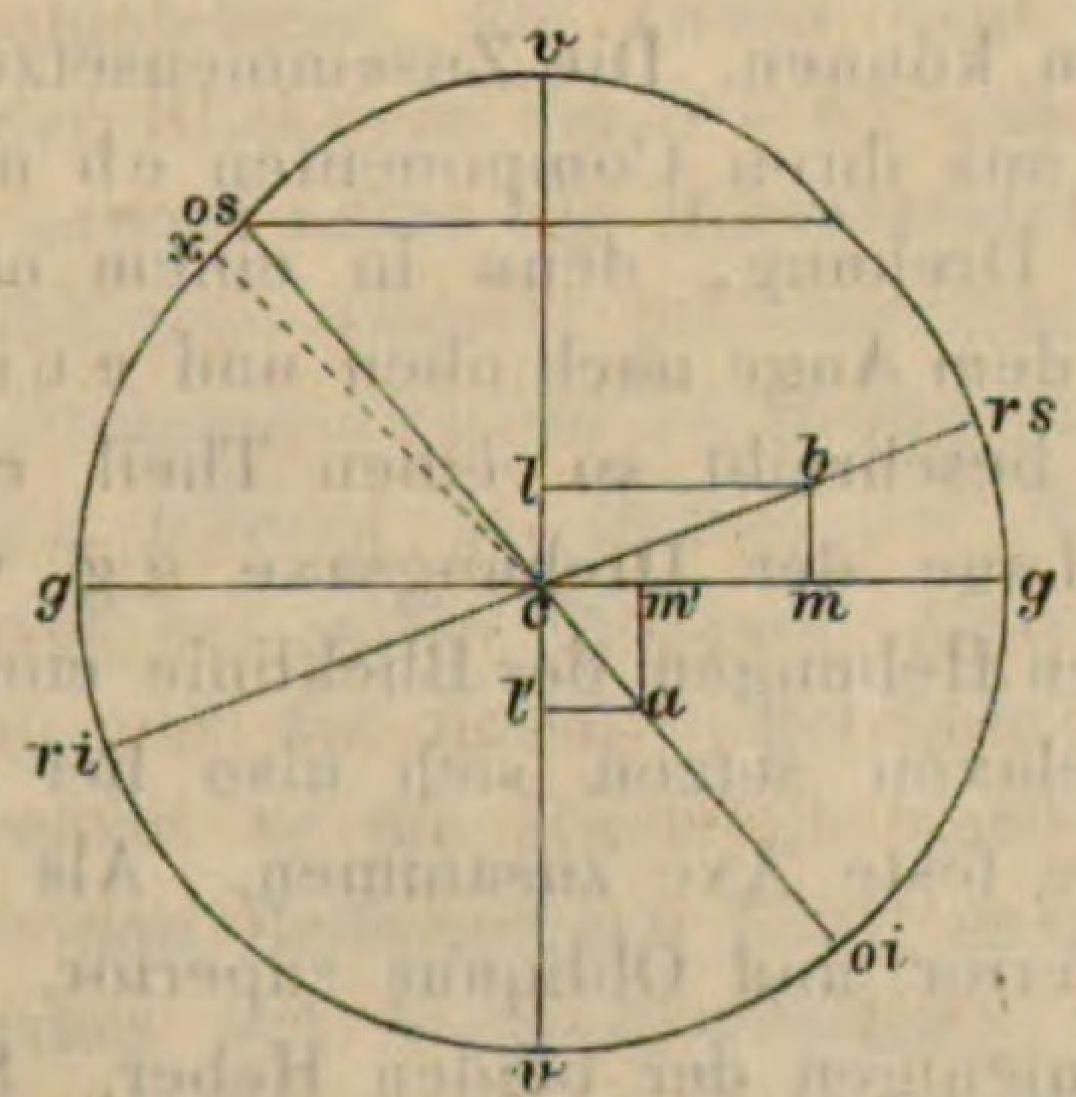


Fig. 115.

die Axe des äussern und innern geraden Muskels im Punkte c auf der Ebene der Zeichnung senkrecht. Bezeichnen wir als Halbaxe einer Drehung diejenige Hälfte einer Drehungsaxe, um welche die betreffende Drehung vom Drehpunkt c aus betrachtet in der Richtung des Uhrzeigers geschieht, so erstreckt sich die Halbaxe des Rectus internus unter die Ebene der Zeichnung, die Halbaxe des Rectus externus über dieselbe. rs ri ist die Axe des obern und untern geraden Muskels, c rs die Halbaxe des obern, c ri diejenige des untern. os oi endlich ist die Axe der

*) Donders, holländische Beiträge, Bd. 1, 1848. Meissner, Beiträge zur Physiologie des Sehorgans, Leipzig 1854 und Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 2. v. Recklinghausen, ebend. Bd. 5. Helmholtz, ebend. Bd. 9 und physiolog. Optik.

Obliqui, o s c die Halbaxe des Obliquus superior, o i c diejenige des inferior.

Der äussere und innere gerade Muskel sind die Seitenwender des Auges. Für sich allein wirkend würden sie eine Seitenwendung ohne Raddrehung zu Stande bringen können. Die Heber des Auges sind der Rectus superior und Obliquus inferior. Denken wir uns das Drehungsmoment um die Axe c r s, das der erste dieser Muskeln ausübt, durch eine Länge c b ausgedrückt, so können wir dasselbe für eine augenblickliche Drehung in die zwei Componenten c m und c l zerlegt denken: der Rect. sup. bewirkt also gleichzeitig eine Drehung nach oben und eine Rollung nach rechts. Ebenso können wir uns die augenblickliche Drehung c a des Obliquus inf. in zwei Drehungen um dieselben Axen, c m' und c l', zerlegt denken, von denen die Drehung um die Queraxe g g wie beim vorigen Muskel nach oben, die Rollung um die Blicklinie v v aber nach links erfolgt. Rectus sup. und Obliquus inf. sind also Hülfsmuskeln für die Hebung und Antagonisten für die Rollung des Auges. Hieraus begreift sich, dass, obgleich jeder dieser Muskeln für sich das Auge heben und rollen würde, beide zusammen eine Hebung ohne Rollung bewirken können. Die Zusammensetzung der resultirenden Drehung c m + c m' aus ihren Componenten c b und c a gilt aber nur für einen Moment der Drehung, denn in einem nächsten Momente hat sich die Axe c r s mit dem Auge nach oben und c o i nach unten gedreht: jede der Muskelaxen beschreibt so einen Theil einer Kegeloberfläche, trotzdem bleibt die Lage der Drehungsaxe g g während der ganzen Drehung bei den reinen Hebungen der Blicklinie constant, die Drehungen um bewegliche Muskelaxen setzen sich also bei diesen Hebungen zu einer Drehung um eine feste Axe zusammen. Als Senker des Auges wirken der Rectus inferior und Obliquus superior. Ihr Verhältniss entspricht vollständig demjenigen der beiden Heber. Sie unterstützen sich in der Drehung nach unten und sind Antagonisten in Bezug auf die Rollung, nur strebt in diesem Fall der gerade Muskel nach rechts, der schiefe nach links zu rollen; auch hier ist wieder g g die resultirende und fest bleibende Drehungsaxe.

Denken wir uns nun von der Fernstellung aus die Blicklinie nach innen oder aussen gedreht, so ändert sich das Lageverhältniss der resultirenden Drehungsaxe g g zu den beiden Muskelaxen. Bei der Wendung nach innen nähert sich die Axe g g der Axe der Obliqui, und sie entfernt sich von der Axe der Recti; bei der Wendung nach aussen nähert sich umgekehrt g g der Axe der Recti und entfernt sich von der Axe der Obliqui. Entgegengesetzt verhält sich die Blicklinie, also die Axe der Rollung: diese kommt bei der Wendung nach innen der Axe der Recti, bei der Wendung nach aussen der Axe der Obliqui näher. Wenn demnach das Auge aus einer Stellung nach innen sich hebt oder senkt, so ist das Drehungsmoment der Obliqui in Bezug auf Hebung und

Senkung vermehrt, in Bezug auf Rollung vermindert, dagegen ist das Drehungsmoment der Recti in Bezug auf Hebung und Senkung vermindert und in Bezug auf Rollung vermehrt. Da nun aber von Anfang an die Axe der Obliqui der Blicklinie näher liegt, so spricht sich hierin eine Begünstigung der Convergenzstellungen aus. Das Rollungsmoment der Recti kann nämlich bei der Convergenz der Blicklinien nicht so bedeutend werden, um nicht immer noch leicht in der Gegenwirkung der Obliqui eine Compensation zu finden: bei der Convergenz wird daher ein möglichst grosser Theil des gesammten Drehungsmomentes der Muskeln auf die Bewegung der Blicklinie verwendet. Die besondere Anordnung der Augenmuskeln hat also die Bedeutung, dass sie das Auge zu einem vorzüglich für die Convergenz geeigneten Bewegungsapparat macht. In dieser Beziehung sind nun auch die Abweichungen in der Anordnung der beiden Obliqui, die wir in unserer Fig. vernachlässigt haben, nicht zufällig. In Wahrheit deckt nämlich die Richtung der Drehungsaxe des Obliquus sup. nicht vollständig diejenige des inferior, sondern die erste weicht etwas mehr von der Blicklinie ab (sie verläuft etwa in der Richtung c x), liegt dabei aber annähernd in der Horizontalebene, die zweite liegt in ihrer Projection auf die Horizontalebene der Blicklinie um 5 – 6° näher, ist aber mit ihrem positiven Ende (o i) etwas unter die Horizontalebene geneigt. Hieraus folgt 1) dass der Obliquus superior bei einwärts gewendeter Blicklinie ein relativ stärkeres Drehungsmoment in Bezug auf Senkung entwickeln wird als der Obliquus inferior in Bezug auf Hebung, dass dagegen 2) der Obliquus inferior bei seiner Wirkung stets gleichzeitig ein Drehungsmoment in Bezug auf die durch c gehende verticale Drehungsaxe entwickelt, durch welche er die Blicklinie nach auswärts zu wenden strebt. Aus diesen beiden Bedingungen folgt, dass Hebungen der Blicklinie sich am leichtesten mit Auswärtswendung, Senkungen derselben mit Einwärtswendung des Blicks combiniren werden. Das Auge ist also speciell für Convergenzstellungen in einer gesenkten Lage der Blickebene eingerichtet. Die physiologische Bedeutung dieses Mechanismus ist unmittelbar einleuchtend. In der Regel befinden sich hoch gelegene Objecte in grosser Entfernung, tief liegende Objecte dagegen in der Nähe. Die Augenmuskeln sind demnach so angeordnet, dass bei den Hebungen und Senkungen diejenigen Convergenzänderungen, welche der gewöhnlichen Distanz der Gegenstände entsprechen, am leichtesten eintreten. In der That beobachtet man, dass, wenn die Blicklinien mässig convergiren, ohne aber auf einen bestimmten Punkt eingestellt zu sein, diese Convergenz sich unwillkürlich bei der Senkung der Blickebene vermehrt und bei ihrer Hebung vermindert. Mit Rücksicht auf die Bedeutung, welche das hier erörterte Princip der Muskelwirkungen für das Sehen in verschiedene Entfernung besitzt, wollen wir

dasselbe als das Princip des erleichterten Nahe- und Fernsehens bezeichnen.

Eine weitere physiologische Bedeutung gewinnen die Muskelwirkungen, wenn man sie mit dem Drehungsgesetz combinirt. Aus dem Gesetz der constanten Orientirung folgt nämlich, dass in einer gegebenen Stellung der Blicklinie, wie dieselbe auch entstanden sein möge, immer wieder die nämlichen Muskeln um die gleiche Grösse verkürzt sind. Wir können das hierin sich aussprechende, zuerst von Hering hervorgehobene Princip das Princip der einfachsten Innervation für die Ruhestellungen nennen. Dasselbe entspricht dem Princip der leichtesten Orientirung und ist bei der hohen Wichtigkeit, welche die Innervation der Augenmuskeln für die räumliche Wahrnehmung besitzt, (vgl. §. 194), bei der letztern jedenfalls von nicht geringerer Bedeutung. Eine zweite Forderung, die wir als Princip der einfachsten Innervation für die Bewegungen ausdrücken wollen, würde verlangen, dass, um die Blicklinie gleich grosse Wegstrecken im Blickfeld beschreiben zu lassen, immer die nämliche Muskelanstrengung erforderlich sei, in welcher Richtung auch die Bewegung stattfinde. Das hier ausgesprochene Princip könnte selbst dann nicht vollkommen durchgeführt sein, wenn auch das Princip der leichtesten Orientirung für die Bewegungen in voller Strenge Anwendung fände. Denn sogar von der Primärstellung aus, von der sich das Auge wirklich um feste Axen, die auf der ersten und zweiten Stellung der Blicklinie senkrecht stehen, dreht, ist wegen der Anordnung der Muskeln immer nur die Bewegung in einem und demselben Meridiankreise des Blickfeldes mit einer für eine gegebene Wegstrecke constanten Innervation verknüpft. Zwischen verschiedenen Meridiankreisen zeigt die Innervation für gleich grosse Drehungen eine Abweichung, die zwischen dem verticalen und horizontalen Meridian des Blickfeldes ihr Maximum erreicht. Die besondere Art dieser Abweichung ist bedingt durch jene Anordnung, welche das Princip des erleichterten Nahe- und Fernsehens erfordert. Auch mit den angegebenen Beschränkungen ist aber das Princip der einfachsten Innervation für die Bewegungen von hoher Wichtigkeit, weil dasselbe die Grössenmessung im Gesichtsfelde wesentlich erst ermöglicht.

Die Lage der Muskeln und ihrer Drehungsaxen, die wir oben nur im Allgemeinen angegeben haben, ergibt sich genauer aus den folgenden Zahlen, welche die Ursprungs- und Ansatzpunkte bezogen auf ein rechtwinkeliges Coordinatensystem nach den Messungen von Ruete angeben. Der Nullpunkt des Coordinatensystems liegt im Drehpunkt, die Axe der positixen x ist nach hinten, die Axe der positiven y nach aussen (schläfenwärts), der positiven z nach oben gerichtet. Die Messungen beziehen sich auf die Fernstellung.

	Ansätze			Ursprünge		
	x	y	z	x	y	z
Rectus superior	− 5,667	+ 2	+ 10	+ 32	− 10,67	+ 4
Rectus inferior	− 5,767	+ 2,2	− 10	+ 32	− 10,8	− 4
Rectus externus	− 5	+ 10,8	0	+ 32	− 5,4	0
Rectus internus	− 6	− 9,9	0	+ 32	− 14,67	0
Tendo obliqui sup.	+ 3	+ 2	+ 11	− 10	− 14,1	+ 12
Obliquus inferior	+ 6	+ 8	0	− 6	− 8,1	− 15

Aus diesen Zahlen lässt sich berechnen, dass die Axe des Rectus sup. und inf. mit der x-Axe (der Blicklinie) einen $\angle$ von etwa 71°, die Axe der Obliqui mit derselben einen $\angle$ von 37° einschliesst. Doch erhellt zugleich, dass die Halbaxen jedes dieser Muskelpaare nicht genau die nämliche Richtung haben. Die Abweichungen sind am grössten, in dem oben angegeben Sinne, bei den schiefen Muskeln.

Geht man davon aus, dass die Muskeln des Auges in Bezug auf die Convergenzbewegungen offenbar so angeordnet sind, wie es den Bedürfnissen des binocularen Sehens am meisten entspricht, und dass sogar in den Stellungen der Blicklinie bei Erhebung und Senkung der Blickebene oft unwillkürlich Veränderungen eintreten, die durch jene Muskelanordnung bedingt sind, so liegt der Gedanke nahe, auch die unserm Willen in noch viel höherem Grade entzogenen Rollungen um die Blicklinie auf dasselbe Moment zurückzuführen, und in der That scheint das Gesetz der constanten Orientirung für eine solche mechanische Erklärung einzutreten. Von Fick wurde dieselbe zuerst als Princip der kleinsten Muskelanstrengung im Allgemeinen aufgestellt. Ich habe gezeigt, dass dieses Princip folgendermassen näher formulirt werden kann: Bei einer gegebenen Stellung der Blicklinie wird die Muskelanstrengung dann ein Minimum sein, wenn die entgegenstehenden Widerstände ein Minimum sind. Diese Widerstände bestehen aber in Drehungen und Pressungen der elastischen Theile der Orbita. Jede einzelne elastische Verschiebung kann nun wie ein auszugleichender Beobachtungsfehler in der Wahrscheinlichkeitsrechnung betrachtet werden Als Bedingung für die Augenstellungen ergibt sich dann, dass die Summe der Quadrate aller Verlängerungen und Verkürzungen der elastischen Elemente, jedes dieser Quadrate multiplicirt mit einem vom Elasticitätscoëfficienten und den Dimensionen des betreffenden Elementes abhängigen Factor, ein Minimum werde. Ich habe dieses Princip, unter der einstweilen gemachten Voraussetzung, dass die Widerstände der übrigen elastischen Theile gegen die Widerstände der Muskeln selbst verschwänden, zu prüfen gesucht theils durch die Berechnung der Muskelwiderstände für verschiedene Augenstellungen theils durch die Construction eines Modells, an welchem die Muskeln durch elastische Federn repräsentirt waren. Aus beiden Prüfungen schien zu folgen, dass dem Princip in der That eine approximative Gültigkeit zukomme. Zugleich ergab sich hierbei die Bedeutung des Augenmuskelapparats als Convergenzmechanismus mit Begünstigung der Convergenz nach unten. Letztere für die Interessen des binocularen Sehens sehr wichtige Bedeutung habe ich oben auf einem anschaulicheren Wege, nämlich unmittelbar aus der Lage der Muskelaxen, zu entwickeln gesucht. Was das Princip der kleinsten Muskel-

anstrengung betrifft, so ist übrigens zu erwägen, dass die hierbei gemachte Voraussetzung jedenfalls nicht strenge richtig ist, insbesondere wird die Anheftung des Augapfels an der Conjunctiva der Augenlider einen nicht zu vernachlässigenden Widerstand bedingen, der mit in Rechnung zu ziehen wäre. Hinsichtlich der Beziehung dieses Princips zum Listing'schen Gesetze ist bemerkenswerth, dass die mathematische Formulirung des letztern Helmholtz zu einem ähnlichen Satze geführt hat, wie ich ihn für das Princip der kleinsten Muskelanstrengung aufgestellt habe, zu dem Satze nämlich, dass, wenn man jede Drehung um die Blicklinie (bez. um die atrope Linie) als einen Fehler betrachtet, die Summe der Fehlerquadrate für alle vorkommenden unendlich kleinen Bewegungen des Auges ein Minimum werden müsse. In der That würden beide Gesetze nothwendig zusammentreffen, wenn die elastischen Widerstände gleichmässig im Umkreis des Augapfels vertheilt wären. Für die Anheftung des Augapfels an der Conjunctiva lässt sich diess wohl annähernd voraussetzen, nicht aber für die Befestigung der Muskeln. Immerhin ergibt sich aber auch aus der Anordnung der Muskeln im Allgemeinen, dass die Bewegungen der Blicklinie, die mit Hebung oder Senkung verbunden sind, dann mit der geringsten überflüssigen Muskelarbeit verknüpft sein werden, wenn die Drehungsmomente der zusammengehörigen Recti und Obliqui um die Blicklinie sich ungefähr das Gleichgewicht halten. Dass dies jedoch nicht strenge realisirt ist, ergibt sich aus den oben (1 b, Anm.) erwähnten Beobachtungen, wornach die Blicklinie auch von der Primärstellung aus in der Regel schwach gekrümmte Bahnen beschreibt. Aus der Lage der Muskelaxen erhellt nun, dass der obere und untere Rectus für sich allein die Blicklinie in einer nach innen concaven Bahn, die Obliqui dagegen dieselbe in einer nach aussen concaven Bahn bewegen würden. Eine Bahn, die nach innen concav ist, deutet daher regelmässig ein Ueberwiegen des Rectus, eine Bahn, die nach aussen concav ist, ein Ueberwiegen des Obliquus an. Man kann dies auch an dem oben erwähnten Augenmodell constatiren, an welchem zu diesem Zweck die Zugkräfte der Augenmuskeln durch Gewicht repräsentirt sind*).

Die Drehungen des Auges werden unterstützt durch die Bewegungen des Kopfes im Hinterhauptsgelenk. Letzteres besteht eigentlich aus zwei Gelenken, aus dem Gelenk zwischen Hinterhauptsbein und Atlas, in welchem die Drehungen vorzugsweise um eine horizontale Axe erfolgen, und aus dem Gelenk zwischen dem Atlas und zweiten Halswirbel, in welchem die Drehungen um eine verticale Axe geschehen. Durch Combination beider Drehungen können Bewegungen von mässigem Umfang um alle möglichen Axen bewirkt werden. Die Bewegungen des Kopfes sind daher im Allgemeinen nach denselben Principien zu beurtheilen wie die Augenbewegungen, welche durch jene wesentlich unterstützt sind. In secundärer Weise treten sodann die Bewegungen der Halswirbelsäule und endlich die Ortsbewegungen des ganzen Körpers als Hülfsmittel ein. Bei allen diesen Bewegungen wechselt das Auge seine Lage, so dass successiv der gesammte uns umgebende Raum in den Bereich des Blickfeldes gebracht werden kann.

*) Fick, Zeitschr. f. rat. Med., u. F. Bd. 4, Moleschott's Unters. Bd. 5. Ruete, ein neues Ophthalmotrop, Leipzig 1857. Wundt, Archiv f. Ophthalmologie Bd. 8. Hering, Beiträge zur Physiologie und Lehre vom binocularen Sehen, Heft 1, Leipzig 1868.

§. 194. Das monoculare Sehfeld.

Als monoculares Sehfeld bezeichnen wir den Inbegriff der Punkte des Raumes, die von einem einzigen Auge gleichzeitig gesehen werden können. Wir unterscheiden davon den binocularen Sehraum als den Inbegriff derjenigen Punkte, die für beide Augen zusammen gleichzeitig sichtbar sind. Für jenen Raum, der die beiden monocularen Sehfelder, also alle binocular und monocular gesehenen Punkte umfasst, behalten wir den Namen Gesichtsfeld bei. Alle diese Begriffe sind ausserdem von dem schon in §. 193 definirten Blickfeld zu untercheiden, welches diejenigen Punkte umfasst, die bei festgehaltener Stellung des Kopfes successiv fixirt werden können Die ganze Fläche endlich, die bei successiver Fixation der einzelnen Punkte des Blickfeldes aus den theilweise in einander verschobenen Gesichtsfeldern des ruhenden Auges sich zusammensetzt, nennen wir das Gesichtsfeld des bewegten Auges.

1) Form des Sehfeldes. Das monoculare Sehfeld ist, gleich dem Blickfeld, annähernd kreisförmig begrenzt; doch ist jedes Sehfeld nach innen und unten durch die vortretende Nase beschränkt. Die Punkte des monocularen Sehfeldes können in jeder möglichen Weise nach zwei Dimensionen angeordnet gedacht werden. Die Anordnung, die wir denselben im einzelnen Fall geben, hängt von später zu erörternden Momenten, namentlich von den in §. 195 besprochenen Wechselbeziehungen der beiden monocularen Sehfelder ab. Die einfachste Form der Auffassung des Sehfeldes, die auch insbesondere da Platz greift, wo alle jene Momente der Beurtheilung fehlen, ist diejenige, dass uns jeder Punkt des Sehfeldes gleich weit entfernt, das ganze demnach als eine Kugelfläche erscheint. Wenn nun das Auge nach dem Listing'schen Gesetz sich bewegt, so legt der Blickpunkt im Blickfeld grösste Kreise, die Richtkreise zurück. Alle diese schneiden sich aber im Occipitalpunkt (§. 193). Wenn das Auge die Netzhauterregungen in sein Sehfeld hineinverlegt, so muss daher derjenige Punkt, von welchem aus diese Projection geschieht, jener Durchschnittspunkt der Richtkreise sein. Das Sehfeld ist also eine Fläche, die vom Occipitalpunkt aus betrachtet wird. Wo das Sehfeld beim Fehlen sonstiger Bestimmungsmomente als eine Kugelfläche sich darstellt, ist der Occipitalpunkt der Mittelpunkt dieser Kugel.

Das Sehfeld ist dem Gesagten zufolge eine vom Occipitalpunkt aus entworfene stereographische Projection. Ist O (Fig. 116) der Occipitalpunkt, F der Hauptblickpunkt, und verlegen wir beispielsweise die Punkte des Sehfeldes in eine Ebene A B, so wird der dem Netzhautpunkte n entsprechende Punkt a nach a' projicirt. Würde nun aber das Auge sich drehen, so dass die Blicklinie in die Richtung n a käme, so würde nun der Netzhautpunkt o nach n gerückt sein, und dieser würde jetzt nach α projicirt; die Linie n a ist hierbei jedesmal eine Visir-

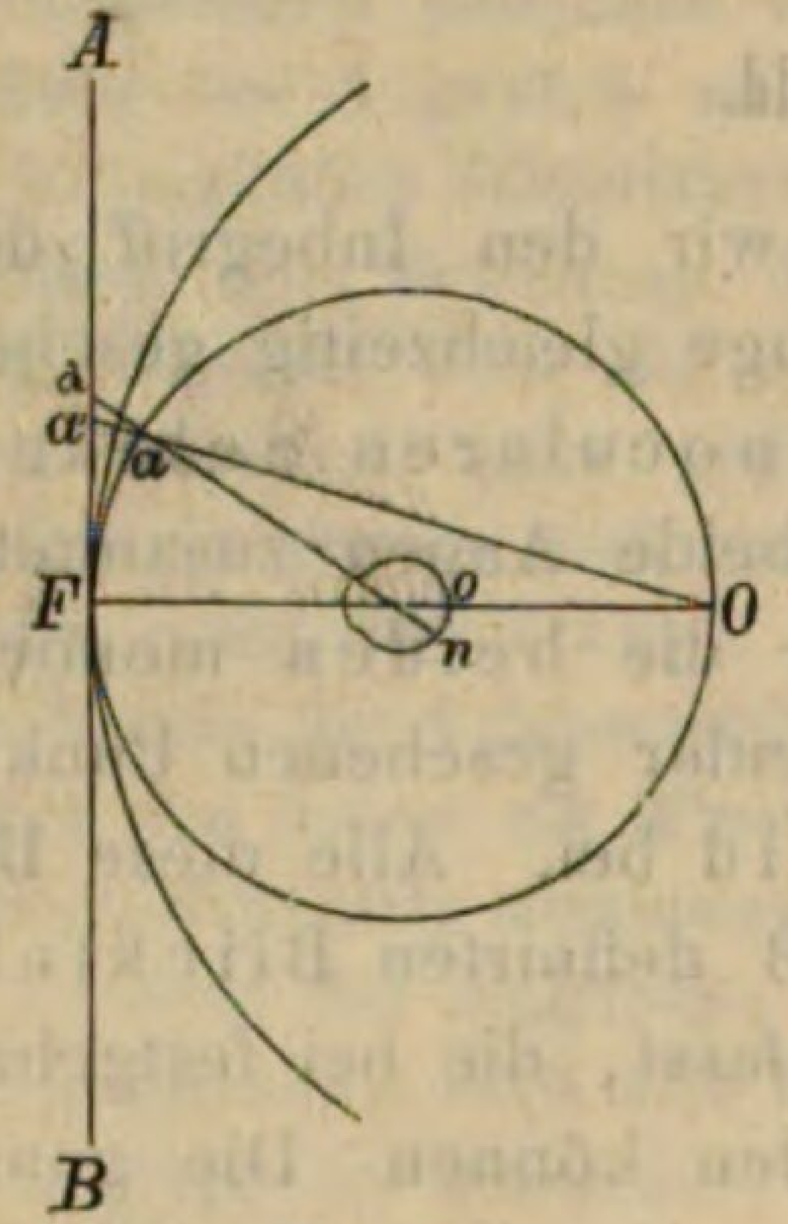


Fig. 116.

linie, sie muss durch den Kreuzungspunkt der Visirlinien gezogen werden. Man ersieht so, dass im Allgemeinen die Punkte des Blickfeldes im Sehfeld näher an einander rücken: denn der Netzhautdistanz n o entspricht im Blickfeld eine Distanz α F, im Sehfeld aber nur eine Distanz a' F. Wo wir keine bestimmten Anhaltspunkte für die Gestalt der Projectionsfläche besitzen, da fassen wir dieselbe als eine Kugelfläche auf, diese ist dann aber eine andere für das bewegte, eine andere für das ruhende Auge: für das erstere, das Blickfeld, ist sie die um O F als Durchmesser beschriebene Kugelfläche, für das letztere, das Sehfeld, die mit O F als Halbmesser beschriebene Kugelfläche.

2) Entstehung des Sehfeldes. Wir haben seither das Sehfeld als eine Fläche von unbestimmter Form betrachtet. Es erhebt sich nun aber die Frage, woher überhaupt die Anordnung der Netzhauteindrücke zu einer Fläche entstehe. Bei der Aufwerfung dieser Frage geht man von dem psychologischen Satze aus, dass in der Empfindung an und für sich keine räumliche Beziehung enthalten sein könne, sondern dass es überall besonderer Hülfsmittel bedürfe, um Empfindungen in die räumliche Form zu bringen. Die Physiologie kann nun zwei solche Hülfsmittel aufzeigen: 1) die an die Bewegungen des Auges geknüpften Innervationsempfindungen und 2) Unterschiede der Empfindung bei gleichbleibendem äusserem Eindruck, die lediglich von dem durch den Reiz getroffenen Ort abhängig sind, wir wollen letztere (ähnlich wie bei der Haut) mit dem Namen der Localzeichen belegen. Dass bei den Bewegungen des Auges Innervationsempfindungen stattfinden, lehrt die Beobachtung, welche zeigt, dass wir insbesondere die Convergenz- und Divergenzbewegungen des Auges sehr deutlich empfinden; ebenso existiren aber locale Unterschiede der Empfindung, welche in ihren gröberen Abstufungen als eine partielle Rothblindheit der Seitentheile der Netzhaut sich darstellen (s. §. 189).

Die Verlegung der Netzhauteindrücke in der ihnen zukommenden Ordnung in das Sehfeld können wir uns nun durch das Zusammenwirken der Localzeichen und der Innervationsempfindungen entstanden denken. Wenn wir das Auge bewegen, so bewegt sich auch das Bild eines jeden gesehenen Punktes auf unserer Netzhaut, und es verändern sich damit in bestimmter Weise die Localzeichen der Netzhautempfindungen. Zwischen dieser Veränderung der Localzeichen und dem Grad der Bewegungsempfindungen muss sich eine feste Wechselbeziehung herstellen, da jede Bewegung von einer gewissen Grösse und Richtung auch immer wieder dieselbe Veränderung in der localen Färbung der Empfindungen

hervorruft. Die räumliche Reconstruction des Netzhautbildes im Sehfeld können wir uns somit, um es kurz auszudrücken, sls eine Einordnung der qualitativ abgestuften Localzeichen in ein System intensiv abgestufter Bewegungsempfindungen vorstellen. Ist diese Einordnung einmal geschehen, so kann dann auch das ruhende Auge räumliche Anschauungen vermitteln, obgleich wir für die genauere Auffassung niemals der Augenbewegungen entrathen können. Die Localzeichen sowie die Innervationsempfindungen beider Augen müssen übrigens gewisse Unterschiede zeigen, da wir erfahrungsgemäss unsere beiden monocularen Sehfehlder von einander unterscheiden und daraus namentlich auf die Lage der Objecte nach der Tiefe des Raumes Schlüsse ziehen (§. 195).

Die relative Lage, die den Punkten des Sehfeldes zu einander angewiesen wurde, lässt die Lage des ganzen Sehfeldes noch unbestimmt. Darüber was in diesem oben und unten, rechts und links ist, sind auch offenbar aus der relativen Lage der Punkte des Sehfeldes selbst keine Aufschlüsse zu entnehmen, da jene Beziehungen nicht das Lageverhältniss der Theile des Sehfeldes unter sich sondern zu unserm Körper ausdrücken. Es werden desshalb die Gesichtswahrnehmungen selbst nicht genügen, um die absolute Lage des Sehfeldes festzustellen, sondern es werden hierzu alle jene Wahrnehmungen, welche uns unsern Körper von den äusseren Objecten unterscheiden lehren, insbesondere also die Tast- und Bewegungsempfindungen, mitwirken müssen.

Bis in die neueste Zeit ist unter den Physiologen die nativistische Ansicht herrschend gewesen, dass die Erzeugung eines Bildes auf der Netzhaut auch die räumliche Perception desselben an und für sich schon in sich schliesse. Zwar hatten von philosophischer Seite Herbart und in neuerer Zeit namentlich Lotze es bereits ausgesprochen, dass das räumliche Sehen nur auf dem Weg einer psychologischen Reconstruction des Räumlichen zu Stande kommen könne, und dass mit dem Netzhautbild an sich nichts erklärt sei, aber da die physiologischen Momente fehlten, um jene Reconstruction des Räumlichen beim Sehacte näher nachzuweisen, so ist Lotze's Kritik von den Physiologen wenig berücksichtigt worden. Ich habe zuerst darauf hingewiesen, dass sich mit Hülfe der (durch Purkinje gefundenen) localen Färbung der Netzhautempfindungen und der Innervationsgefühle eine den psychologischen Forderungen entsprechende und anderseits mit den physiologischen Erfahrungen genügend übereinstimmende Theorie der Entstehung des Sehfeldes entwickeln lässt. Für den angenommenen Einfluss der Bewegungsempfindungen des Augapfels habe ich folgende Beweismittel beigebracht: 1) Verticale Distanzen erscheinen uns grösser als gleich grosse horizontale, und zwar ungefähr in dem Verhältniss von 4,8 : 4, dies entspricht aber dem durch die Anordnung der Muskeln bedingten Verhältniss der bewegenden Kräfte bei verticaler und horizontaler Bewegung. Die angegebenen Zahlen gelten übrigens nur für die Distanz von Punkten. Bei der Vergleichung der Grösse von Linien finde ich geringere Unterschiede, wahrscheinlich weil wir im letztern Fall im höheren Grad frühere Erfahrungen in Rechnung ziehen. Ebenso lässt sich der Unterschied durch die Uebung in Grössenvergleichungen verringern. 2) Die Längen zweier horizontaler Linien können eben noch unterschieden werden, wenn

man die eine etwa um $^1/_{50}$ grösser oder kleiner macht als die andere. Ebenso beträgt aber der Bewegungszuwachs, der zu einer vorhandenen Bewegung des Auges hinzutreten muss, damit er eben noch wahrgenommen werde, etwa $^1/_{50}$ dieser Bewegung. Sowohl für die Wahrnehmung von Bewegungsunterschieden als für die Wahrnehmung von Distanzunterschieden gilt also das psychophysische Gesetz, und zwar gilt für beide die nämliche Unterschiedszahl. 3) Die kleinste absolute Entfernung und die kleinste Bewegung des Auges, welche wir unter günstigen Bedingungen eben noch wahrnehmen können, stimmen mit einander überein. Jene kleinste Entfernung beträgt nach §. 187 etwa 1 Winkelminute, die kleinste Bewegung beträgt im günstigsten Fall, wenn nämlich das Auge von der Ruhestellung mit gerade nach vorn gerichteter Gesichtslinie ausgeht, eben so viel (s. §. 196). Hierzu kommt 4) die von v. Gräfe gemachte und durch viele Augenärzte bestätigte Beobachtung, dass das ganze Sehfeld sich verschiebt bei theilweiser Lähmung eines Augenmuskels. So erscheinen z. B. bei theilweiser Lähmung des musc. abducens alle Gegenstände weiter nach aussen liegend, als sie wirklich sind. Da zur Hervorbringung einer gleich grossen Bewegung eine stärkere Muskelanstrengung erforderlich ist, so erscheint der zurückgelegte Weg selber vergrössert.

Ferner ergibt sich der Einfluss der Augenbewegungen noch aus der folgenden, von Helmholtz gemachten Beobachtung. Wenn man die Fig. 113 (S. 583) in vergrössertem Massstabe construirt und dann aus angemessener Entfernung den Punkt a fixirt, so erscheinen die Linien b_1 b_1, c_1 c_1 u. s. w., nicht gekrümmt, wie sie es wirklich sind, sondern gerade. Nun stellt aber die Fig 113 die Richtlinien dar für die Bewegungen von der Primärstellung aus. Das Auge beurtheilt also die Lageverhältnisse der Punkte im ruhenden Sehfeld nach den Bewegungen. Aus unserer Theorie ist die Erscheinung auf folgende Weise näher zu erklären. Indem der Fixationspunkt von a nach n eine gerade Linie im Sehfeld verfolgt, wird die räumliche Beziehung zwischen den Punkten a und n festgestellt Bei derselben Bewegung bildet sich die Beziehung der seitlich von a gelegenen Punkte β β zu entsprechenden Punkten bei n. Nun liegen aber die Netzhautpunkte β β nach der Wanderung des Blicks von a nach n nicht in den ihrer ersten Lage parallelen Richtungen β_1 β_1 sondern in β' β' auf der Richtlinie b_3 b_3. Mit dem der Bewegung a n entsprechenden Innervationsgefühl verschmilzt somit die Reihe der Localzeichen a n, β β' u. s. w., d. h. wir urtheilen, dass β' ebenso weit in gerader Richtung von β wie n von a entfernt ist, und da wir überdies urtheilen, dass die Entfernung β' n $= \beta$ a ist, so müssen wir die Punkte β' β' vermöge ihrer Localzeichen auf die zu β β parallele Richtung beziehen.

Schliesslich glaube ich für das Zusammenwirken der Innervationsempfindungen und der Localzeichen auch noch die Art der Ausfüllung des blinden Flecks anführen zu können. Der blinde Fleck ist diejenige Stelle unseres Sehfeldes, bei welcher wir nur auf ein einziges der beiden aufgeführten Hülfsmittel angewiesen sind. Mit der Erregbarkeit für Lichteindrücke fehlen ihm selbstverständlich auch die Localzeichen. Wir projiciren aber trotzdem, da die Innervationsempfindungen erhalten sind, den blinden Fleck in der seinem Gesichtswinkel entsprechenden Grösse in das Sehfeld, füllen jedoch den ihm correspondirenden Theil des letztern mit keinem bestimmten Inhalte. So lange wir keine besondere Aufmerksamkeit auf das indirecte Sehen wenden, bemerken wir daher von der Existenz des blinden Flecks gar nichts: unsere Einbildungskraft ergänzt dann die Lücke mit einem dem sonstigen Inhalt des Sehfeldes analogen Inhalt (E. H. Weber). Bei beson-

derer Aufmerksamkeit nimmt man aber wahr, dass es zwar möglich ist die Distanz einander gegenüberstehender Grenzpunkte des blinden Flecks zu schätzen, dass man aber mit dem blinden Fleck selber nichts sieht. So bestätigen auch diese Beobachtungen den Einfluss der Innervationsempfindungen auf die Ausmessung des Sehfeldes. Einzelne Beobachter, wie v. Wittich, Funke, nahmen zwar eine Verengerung des Sehfeldes an der Stelle des blinden Flecks wahr, diese scheint aber im Vergleich zur Ausdehnung dieser Stelle nur unerheblich zu sein und würde also bloss andeuten, dass bei Beschränkung auf das eine Hülfsmittel der Innervationsempfindungen die Schätzung der räumlichen Distanzen unvollkommener ist. Andere Beobachter, wie Volkmann, Helmholtz und ich selbst konnten von einer solchen Verengerung des Sehfeldes überhaupt nichts bemerken.

Es erhellt ohne weiteres, dass die vier Principien, die wir aus den Gesetzen der Augenbewegung entwickelt haben (§. 193), für die hier abgeleitete räumliche Ordnung der Empfindungen von grosser Bedeutung sind. Geradezu unerlässlich ist das Princip der einfachsten Innervation für die Ruhestellungen, da ohne dasselbe eine regelmässige Beziehung der Localzeichen auf Innervationsempfindungen nicht stattfinden könnte. Aber auch das Princiq der leichtesten Orientirung für die Ruhestellungen würde sich kaum vermissen lassen, denn bliebe für jede Augenstellung nur ein einzelnes, punktförmiges Localzeichen constant, während die um dasselbe gelegenen durch variable Raddrehung des Auges sich beliebig veränderten, so wäre eine feste Beziehung der Localzeichen und Innervationsempfindungen mindestens in hohem Grade erschwert. Das Princip der einfachsten Innervation für die Bewegungen unterstützt die messende Vergleichung der Raumstrecken, die wir bei ruhendem Auge viel unvollkommner und wahrscheinlich nur unter der Voraussetzung vorangegangener Bewegungen ausführen. Hiermit hängt aber wieder das Princip der leichtesten Orientirung für die Bewegungen zusammen, nach welchem, während die Bewegung geschieht, das Netzhautbild sich geradlinig verschiebt. Würde dasselbe statt dessen Drehungen von verschiedener Richtung und Grösse erfahren, so würde ein Maass der Entfernungen nur durch eine sehr verwickelte Inbetrachtnahme dieser Drehungen entstehen können. Helmholtz hat die Ordnung der Punkte des Sehfeldes aus dem letzterwähnten Princip sowie aus dem Princip der leichtesten Orientirung für die Ruhestellungen allein abgeleitet und dafür die Innervationsempfindungen, denen er übrigens eine Bedeutung für die Erkennung der Blickrichtung zugesteht, nicht benützt. Diese Annahme nöthigt aber, wie ich glaube, dazu dem einzelnen Localzeichen selbst schon eine räumliche Beziehung beizulegen, d. h. zu der Voraussetzung einer unmittelbaren Raumempfindung, wie sie die nativistische Theorie macht, zurückzukehren. Hierzu kommen dann noch die oben erwähnten directen Beweisgründe, welche für ein Zusammenwirken der Localzeichen und Innervationsempfindungen einzutreten scheinen. Was die Localzeichen betrifft, so nimmt Helmholtz als solche locale Färbungen der Empfindung an, welche zugleich von den durch äussere Eindrücke hervorzurufenden Qualitäten des Lichtsinns gänzlich verschieden seien, so dass also hier die Benützung der nachweisbaren Veränderung der Empfindung auf den Seitentheilen der Netzhaut hinwegfällt. Hierzu wird man allerdings genöthigt, wenn man die Localzeichen an und für sich schon die räumliche Wahrnehmung vermitteln lässt. Dagegen fällt die Schwierigkeit einer Annahme von Empfindungsqualitäten, die von den dem Gesichtssinn sonst eigenthümlichen Empfindungen von Grund aus verschieden sind, hinweg, wenn man, in Uebereinstimmung mit

den Grundlagen der psychologischen Theorie, neben den Localzeichen noch andere Hülfsmittel zur Raumconstruction herbeizieht. So werden nach der obigen Hypothese, wenn eine Reihe von Localzeichen a, b, c, d durchlaufen wird, dem Uebergang von a nach b, von b nach c elementare Bewegungsempfindungen α, β, γ ... entsprechen, die sich beim Ablauf der Localzeichenreihe bis zu einem Glied x zu einer Empfindung A summiren werden. Sollte uns nun die Reihe a, b, c ... oder α, β, γ ... jede für sich schon die Wahrnehmung des räumlichen Nebeneinander liefern, so müsste in jedem einzelnen Glied a oder α schon die Ortsvorstellung enthalten sein, und dies würde allerdings eine der gewöhnlichen Sinnesqualitäten nicht leisten können. Setzen wir dagegen die Raumanschauung erst in die gegenseitige Beziehung der Reihen a, b, c ... und α, β, γ, so wird jedes einzelne Glied dieser Reihen einen Character tragen können, der uns nicht nöthigen würde dasselbe auf andere Momente als auf die Eigenthümlichkeiten des objectiven Reizes zurückzuführen, während dagegen die Beziehung der beiden Reihen auf einander, welche nach unserer Theorie das Wesen der Raumconstruction ausmachen soll, etwas ist was sich objectiv an den Eindrücken niemals in gleicher Weise zusammenfinden kann. So werden denn auch die Unterschiede der Richtungen des Sehfeldes schon daraus erklärlich, dass die localen Färbungen der Empfindung in den verschiedenen Meridianen der Netzhaut mit verschiedener Geschwindigkeit sich abstufen. Dadurch entspricht aber z. B. bei der Bewegung nach oben derselben Localzeichenreihe a, b, c ... eine andere Innervationsreihe α, β, γ ... als bei der Bewegung nach unten u. s. f. Die correspondirenden Localzeichen und Innervationsempfindungen in beiden Augen werden endlich zwar als einander ähnlich, aber keineswegs als einander congruent aufzufassen sein. Denn wir finden keine zwei symmetrischen Punkte des menschlichen Körpers, die in allen Beziehungen identisch wären. Die geringsten derartigen Unterschiede können aber, wie wir aus andern Erfahrungen wissen, wenn sie für die physiologischen Leistungen der Theile wichtig sind, einen grossen Einfluss erlangen *).

§. 195. Der binoculare Sehraum.

Der binoculare Sehraum unterscheidet sich von den beiden monocularen Sehfeldern wesentlich dadurch, dass er keine Fläche von unbestimmter Form ist, sondern im Allgemeinen eine Ausdehnung nach den drei Dimensionen hat: ebendesshalb bezeichnen wir ihn als Sehraum zum Unterschied von dem Sehfelde. Wir denken uns jede Netzhaut in der Fernstellung des Auges durch auf einander senkrechte Meridiane getheilt, von denen die einen dem Netzhauthorizont parallel, die andern zu demselben senkrecht sind. Wir bezeichnen die ersteren als horizontale, die letzteren als verticale Meridiane. Ferner wollen wir uns die verticalen Meridiane vom Netzhauthorizont an nach oben und unten,

*) Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinneswahrnehmung, 3. Abh.; Vierteljahrsschrift für Psychiatrie, 1, 1867. Helmholtz, physiolog. Optik, 3. Abschn. §. 28.

die horizontalen Meridiane von dem durch das Netzhautcentrum gelegten verticalen Meridian an nach rechts und links in Winkelgrade getheilt denken. Diejenigen Punkte beider Netzhäute, die auf übereinstimmenden horizontalen und verticalen Meridianen liegen, werden nun *correspondirende Punkte* genannt. Je zwei Punkte, welche nicht diese übereinstimmende Lage besitzen, werden als *disparate* Punkte bezeichnet. Ferner wollen wir solche Punkte beider Netzhäute, deren Erregung beim Sehen in unendliche Ferne auf je *einen* Punkt des binocularen Sehfeldes bezogen wird, *Deckpunkte* nennen. Alle diese Bezeichnungen können wir auch auf den Sehraum übertragen: *correspondirende Punkte des Sehraums* werden dann solche sein, die auf correspondirenden Netzhautpunkten, *Deckpunkte des Sehraums* solche, die auf Deckpunkten der Netzhäute sich abbilden. Dazu kommt aber beim Sehraum noch eine weitere Unterscheidung, indem wir hier die *einfach gesehenen* von den *doppelt gesehenen Punkten* trennen müssen. Die Deckpunkte des Sehraums sind die einfach gesehenen Punkte für die Fernstellung des Auges; bei andern Augenstellungen können aber auch disparate Punkte einfach gesehen werden. Es gibt einen einzigen Punkt des Sehraums, welcher stets gleichzeitig ein correspondirender Punkt, ein Deckpunkt und ein einfach gesehener Punkt ist, der *Blickpunkt*. Diese hervorragende Eigenschaft des Blickpunktes, wodurch derselbe der Orientirungspunkt für den gesammten Sehraum wird, beruht wesentlich auf der *Combination der Bewegungen beider Augen*. Normaler Weise kann niemals die eine Blicklinie unabhängig von der andern gehoben oder gesenkt werden, beide Blicklinien müssen sich daher immer in einem einzigen Punkt des Sehraums durchkreuzen. Die Bewegungen des gemeinsamen Blickpunktes werden zudem mit einem nur durch besondere Anstrengung lösbaren Zwang durch die Acte der Wahrnehmung bestimmt, indem wir jeweils denjenigen Punkt des Sehraums fixiren, auf welchen vorwiegend unsere Aufmerksamkeit gerichtet ist. Wir können desshalb die normale Verbindung der Augenbewegungen nur dadurch lösen, dass wir unsere Augen Bedingungen aussetzen, welche abnorm combinirte Bewegungen fordern: wenn wir z. B. das Sehfeld des einen Auges durch vorgehaltene Prismen (vgl. §. 193, 1. Anm.) sehr wenig verschieben, so kann, je nach der Art der eingetretenen Verschiebung, bald eine ungewöhnliche Rollung bald eine abnorme Innenwendung oder Hebung erfolgen, um die beiden monocularen Bilder in ein binoculares zu vereinigen (*Helmholtz*). Wenn also die Combination der Augenbewegungen auch durch die besondere Anordnung der innervirenden Apparate erleichtert sein sollte, so wird jene doch leicht gelöst, sobald die Bedürfnisse des binocularen Sehens es fordern. Dies spricht dafür, dass schon bei der normalen Combination der Augenbewegungen die Einübung von Bedeutung ist. Unser Bewusstsein von den Bewegungen der Augen besteht fast allein in einer ungefähren Kenntniss

der mittleren Blickrichtung d. h. jener Richtung, welche zwischen den Richtungen der beiden Blicklinien annähernd die Mitte hält; von der Richtung der einzelnen Blicklinie dagegen haben wir kein unmittelbares Bewusstsein. Wenn wir also mit beiden Augen l und r (Fig. 117) einen Punkt a fixiren, so beurtheilen wir die Lage dieses Punktes unmittelbar nach der Richtung der Linie m a, welche ungefähr von der Mitte der Grundlinie aus nach dem fixirten Punkte gezogen ist. Sogar wenn wir nur mit einem Auge sehen, verlegen wir, wie Hering gefunden hat, den Blickpunkt in dieser mittleren Blickrichtung nach aussen. Fixirt man z. B., während das Auge r geschlossen ist, mit l zuerst den ferneren Punkt a' und dann den näheren Punkt a, so scheint, obgleich die Stellung der Blicklinie l a' unverändert geblieben ist, doch der Punkt a' sich nach links zu bewegen, offenbar weil die mittlere Blickrichtung m a' sich um den Winkel a'm a nach links gedreht hat. Ist in a' ein verticaler Faden befestigt, so scheint derselbe beim Uebergang des Blicks von a' nach a nicht nur nach links abzuweichen sondern auch sich zu drehen im selben Sinne, in welchem die Raddrehung des geschlossenen Auges r erfolgt, so zwar, dass jene Drehung stets ungefähr die Mitte hält zwischen den Raddrehungen der Augen l und r. Wie wir die Lage des Fixationspunktes nach der mittleren Blickrichtung beurtheilen, so beurtheilen wir demnach die Lage eines Objectes überhaupt nach der mittleren Stellung der beiden Augen. Wir können uns dieses Gesetz leicht veranschaulichen, wenn wir uns den beiden Augen l und r ein einziges cyklopisches Auge bei m substituirt denken, dessen Raddrehungen nach demselben Gesetz erfolgen wie diejenigen der beiden wirklichen Augen: es werden dann die Netzhautbilder nach den Richtungslinien dieses imaginären Auges in die Aussenwelt projicirt. Die mittlere Blickrichtung kennen wir durch die Innervationsgefühle Die Lage aller andern Punkte im Sehraum beurtheilen wir lediglich in Bezug auf den Blickpunkt. Zur Feststellung dieser Beziehung dienen die Innervationsgefühle nur indirect, insofern sie nämlich theils bei der Entstehung des monocularen Sehfeldes betheiligt sind theils durch Verschiebung des Blickpunktes eine successive Auffassung verschiedener Punkte des Sehraums vermitteln. Unmittelbar und bei ruhendem Blickpunkt schliessen wir aber auf die Lage der übrigen Punkte im Sehraum bloss aus den Verhältnissen der Bilder in den monocularen Sehfeldern (s. unten 3).



Fig. 117.

Nächst dem Blickpunkt haben die Deckpunkte eine hervorragende Wichtigkeit. Die Deckpunkte fallen nicht mit den correspondirenden

Punkten zusammen, sind aber so angeordnet, dass sie, ähnlich den correspondirenden Punkten, im Sehraum eine Fläche bilden. Betrachtet man die linke Hälfte L der Fig. 118 blos mit dem linken Auge, so

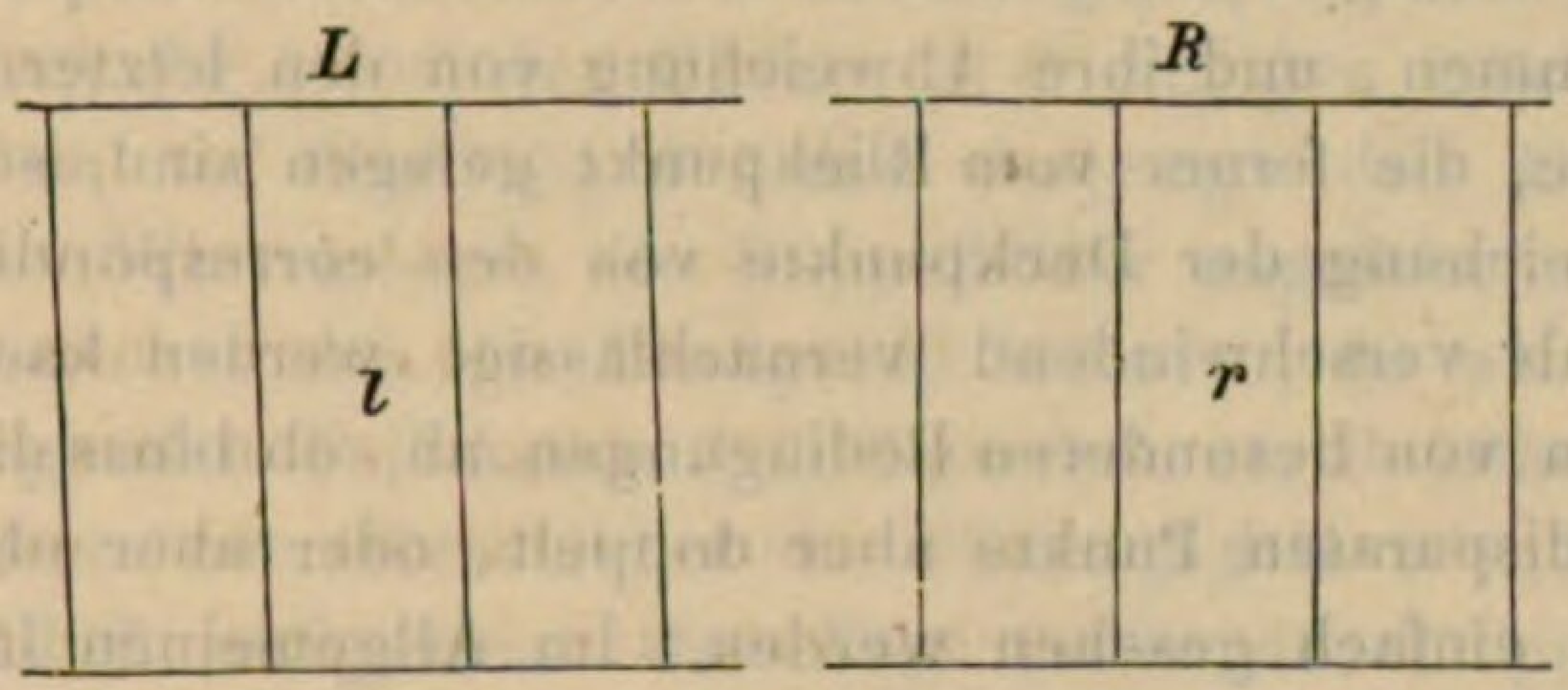


Fig. 118.

scheinen die verticalen Linien die horizontalen unter einem rechten Winkel zu schneiden; betrachtet man ebenso die rechte Hälfte R dieser Fig. bloss mit dem rechten Auge, so erscheint gleichfalls der Durchschnittswinkel als ein rechter, obgleich bei Betrachtung mit beiden Augen sogleich auffällt, dass die verticalen Linien dort von links nach rechts und hier von rechts nach links geneigt sind. Wenn man nun den Punkt l mit dem linken, den Punkt r mit dem rechten Auge fixirt, so verschmelzen die Zeichnungen L und R im binocularen Sehfeld, und man sieht ein einziges rechtwinkliges Gitter. Je zwei Punkte der einzelnen Sehfelder decken sich somit im gemeinsamen Sehfeld, wenn sie auf entsprechenden horizontalen und scheinbar verticalen Meridianen beider Augen gelegen sind. Wenn wir die letzteren als die verticalen Meridiane der Deckpunkte bezeichnen, so können wir das Verhältniss der correspondirenden und Deckpunkte auch einfach dahin feststellen, dass die horizontalen Meridiane beider zusammenfallen, dass dagegen die verticalen Meridiane der Deckpunkte von denjenigen der correspondirenden Punkte nach aussen abweichen. Im normalen Auge beträgt diese Abweichung etwas über einen Winkelgrad.

Denkt man sich die verticalen Meridiane der Deckpunkte in den Sehraum verlegt, so schneiden sie sich bei der angegebenen Neigung ungefähr in der horizontalen Bodenebene. Die letztere ist also der Ort für die Deckpunkte des Sehraums. Die Objecte, die in dieser Ebene liegen, sind beim Sehen in die Ferne dadurch bevorzugt, dass sie sämmtlich einfach gesehen werden. Wahrscheinlich liegt in dieser Thatsache die physiologische Bedeutung des Auseinanderfallens der Deckpunkte und correspondirenden Punkte. Uebrigens kommen in Bezug auf die Grösse der Abweichung der verticalen Meridiane Schwankungen vor, und bei manchen Individuen scheinen die Deckpunkte nahezu mit den correspondirenden Punkten zusammenzufallen. Hier rückt dann die Ebene, welche die Deckpunkte im Sehraum enthält, immer weiter, und für den Fall der vollständigen Identität der Deckpunkte und correspondirenden

Punkte wird dieselbe zu einer auf der Blickebene senkrecht stehenden Ebene.

Wenn unser Blick auf nahe Objecte gerichtet ist, so fallen im Allgemeinen nur wenige Punkte derselben ausser dem Blickpunkt mit Deckpunkten zusammen, und ihre Abweichung von den letztern ist, namentlich für Punkte, die ferner vom Blickpunkt gelegen sind, so beträchtlich, dass die Abweichung der Deckpunkte von den correspondirenden Punkten dagegen als verschwindend vernachlässigt werden kann. Es hängt dann weiterhin von besonderen Bedingungen ab, ob bloss die Deckpunkte einfach, alle disparaten Punkte aber doppelt, oder aber ob gewisse disparate Punkte einfach gesehen werden. Im Allgemeinen lässt sich hierüber folgendes aussagen:

1) Disparate Punkte erscheinen doppelt, wenn ihre Abweichung von den Deckpunkten eine gewisse Grenze (2) überschreitet, und wenn die Bilder der beiden monocularen Sehfelder so in den binocularen Sehraum verlegt werden, dass sie sich nicht decken. In deutlichen Doppelbildern erscheinen namentlich Punkte, welche vor oder hinter dem Fixationspunkte gelegen sind und mit dem letzteren nicht dadurch dass sie demselben Object angehören in directem Zusammenhang stehen. Fixiren z. B. beide Augen (in Fig. 119) den Punkt a, und befindet sich hinter

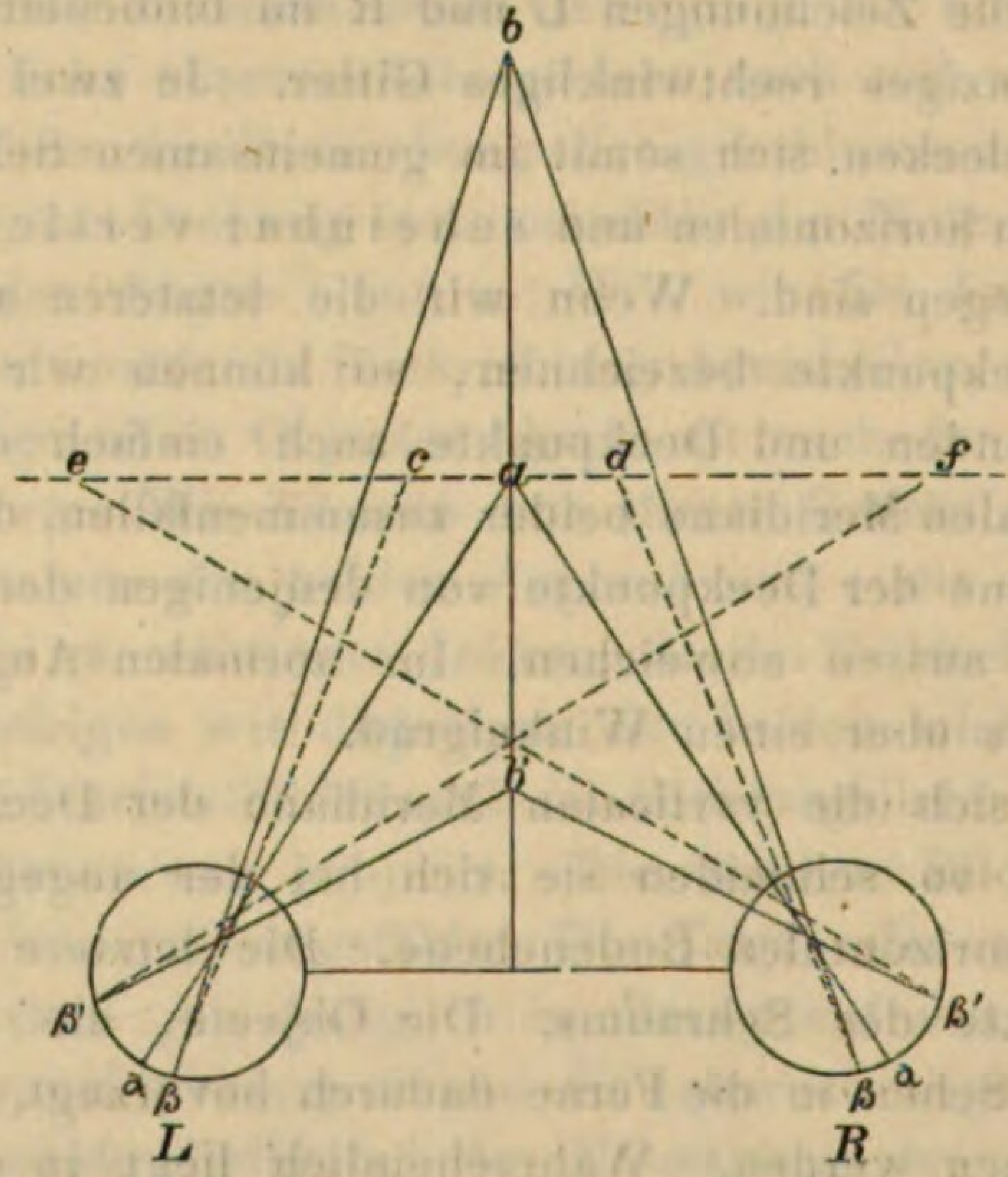


Fig. 119.

dem Fixationspunkt ein Object b, vor dem Fixationspunkt ein Object b', so erscheinen sowohl b als b' in Doppelbildern. Wenn man durch den Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen die Linien b β und b' β' zieht, so sieht man, dass die Doppelbilder $\beta\,\beta$ nach innen, die Doppelbilder $\beta'\,\beta'$ nach aussen vom Endpunkt α der Blicklinien gelegen sind. Um die Lage, welche wir diesen Doppelbildern im äussern Raum anweisen, zu

finden, zieht man von jedem Bildpunkt auf der Netzhaut eine Linie durch den Kreuzungspunkt der Visirlinien, in der Richtung der so gezogenen Visirlinie wird dann das betreffende Doppelbild gesehen. Das Bild β des Auges L erscheint daher in der Richtung βc, das Bild β des Auges R in der Richtung βd, von den Bildern $\beta' \beta'$ dagegen erscheint dasjenige des Auges L in der Richtung β'f und dasjenige des Auges R in der Richtung β'e. Wir verlegen die Doppelbilder ungefähr in dieselbe Entfernung, in welcher sich der Blickpunkt befindet, da wir ausser diesem in dem vorliegenden Fall keine Anhaltspunkte zur Beurtheilung der Entfernung besitzen: wir sehen daher die Bilder $\beta \beta$ in c und d, die Bilder $\beta' \beta'$ in e und f. Allgemein also liegt jedes der Doppelbilder eines hinter dem Fixationspunkt befindlichen Objectes auf der nämlichen Seite wie das Auge, von welchem es herrührt, die Doppelbilder eines vor dem Fixationspunkt gelegenen Objectes aber haben eine entgegengesetzte Lage. Man bezeichnet desshalb dort die Doppelbilder als rechtseitige, hier als gekreuzte Doppelbilder.

2) Disparate Punkte, deren Entfernung der kleinsten wahrnehmbaren Distanz im monocularen Sehfelde nahe kommt, werden in der Regel nur einfach gesehen Die Genauigkeit der binocularen Unterscheidung bleibt also im Allgemeinen etwas unter der monocularen, sie kann aber bei besonderer Uebung und Aufmerksamkeit die letztere erreichen.

3) Disparate Punkte erscheinen einfach, wenn sie als einfacher Punkt in den binocularen Sehraum projicirt werden können, und sobald diese Projection wirklich ausgeführt wird. Da das so entstandene einfache Bild im Verhältniss zum Blickpunkt nach der Tiefe des Raumes verschoben erscheint, so ist diese Projection disparater Punkte der monocularen Sehfelder in den binocularen Sehraum ein wesentliches Hülfsmittel der Tiefenwahrnehmung. Wenn ein körperlicher Gegenstand aus der Nähe mit beiden Augen betrachtet wird, so ist das Netzhautbild im rechten Auge verschieden von dem Netzhautbild im linken. Hält man z. B. die rechte Hand so zwischen beide Augen, dass der Handrücken nach rechts und die Handfläche nach links gerichtet ist, so wird nur ein kleiner Theil der Hand, nämlich die Radialseite des Daumens und Zeigefingers, von beiden Augen zugleich gesehen, der grössere Theil des Bildes ist aber in beiden Augen verschieden, denn das rechte Auge sieht nur die Rückenfläche und nichts von der Volarfläche, das linke Auge sieht nur die Volarfläche und nichts von der Rückenfläche der Hand. Trotzdem erscheinen im gemeinsamen Sehfeld keine zwei verschiedenen Bilder, sondern es wird die Hand als ein Gegenstand, aber als ein körperlich ausgedehnter Gegenstand aufgefasst. Derselbe Effect entsteht, wenn man nicht wirklich einen körperlichen Gegenstand betrachtet, sondern wenn man beiden Augen flächenhafte Bilder darbietet, welche den Projectionen eines körperlichen Gegenstands entsprechen, vorausgesetzt dass jedes Auge das ihm ent-

sprechende Bild in der geeigneten Weise fixirt. Wenn z. B. das linke Auge die Zeichnung A (Fig. 120) im Punkte a, das rechte Auge die

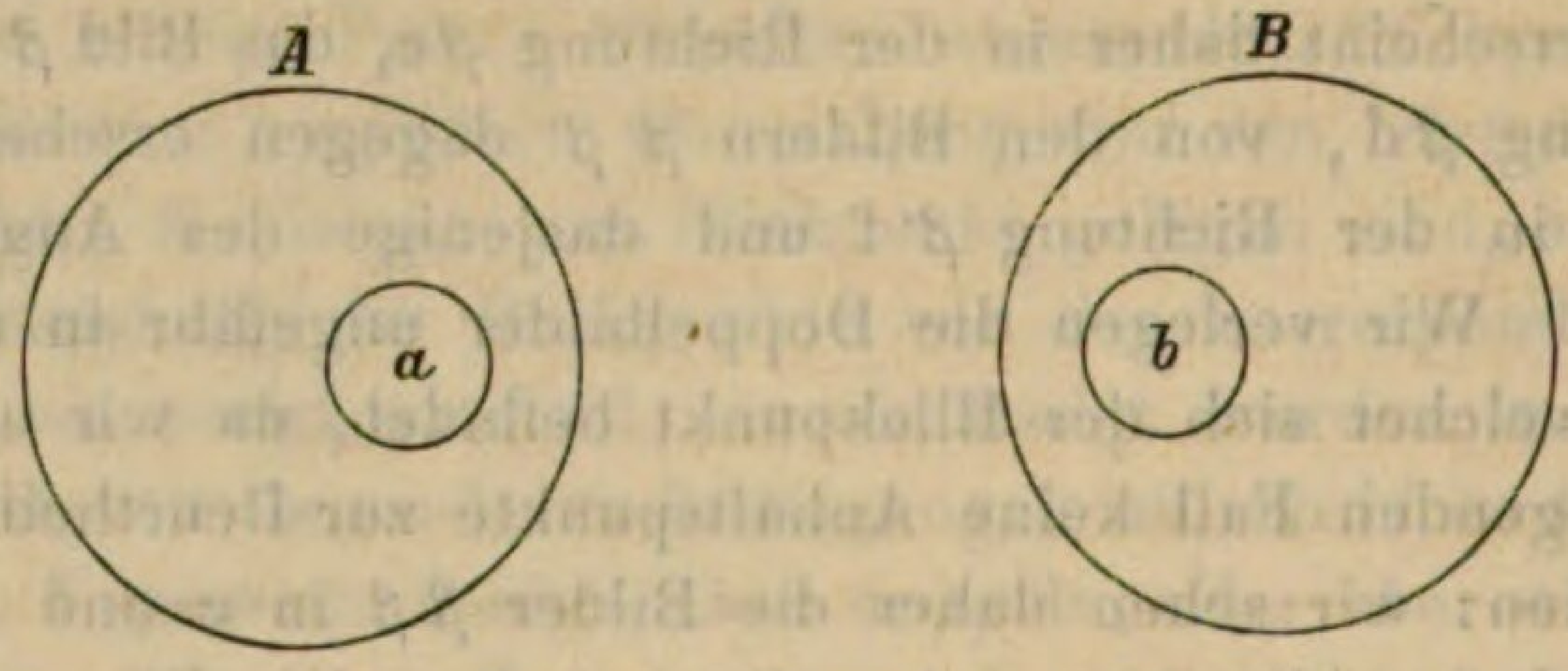


Fig. 120.

Zeichnung B im Punkte b fixirt, so erscheint im gemeinsamen Sehraum das Bild eines abgestumpften Kegels mit kreisförmiger Basis. Dieser Erfolg ist leicht erklärlich, da ja, wenn beide Augen wirklich einen solchen Kegel betrachten, das Bild im rechten Auge der Zeichnung B, dasjenige im linken Auge der Zeichnung A entspricht. Weil es schwer ist, mit beiden Augen zwei verschiedene Punkte a und b zu fixiren, so erleichtert man sich diese Beobachtungen durch das Stereoskop. Dies geschieht bei den gewöhnlich benützten Stereoskopen durch prismatische Gläser. Die Augen o o′ (Fig. 121) müssten, wenn sie ohne Stereoskop die beiden Bilder A und B durch Fixiren von a und b in eine körperliche Vorstellung verschmelzen wollten, fast in unendliche Ferne blicken, während doch die zwei Zeichnungen sich in sehr geringer Entfernung vom Auge befinden. Treten nun aber die zwei Prismen p p′ dazwischen, so werden die von B und A kommenden Strahlen in den Richtungen p o und p′ o′ abgelenkt. Beide Augen können also den Punkt F fixiren, und der Effect ist derselbe, als wenn das Auge o den Punkt b und das Auge o′ den Punkt a fixiren würde.

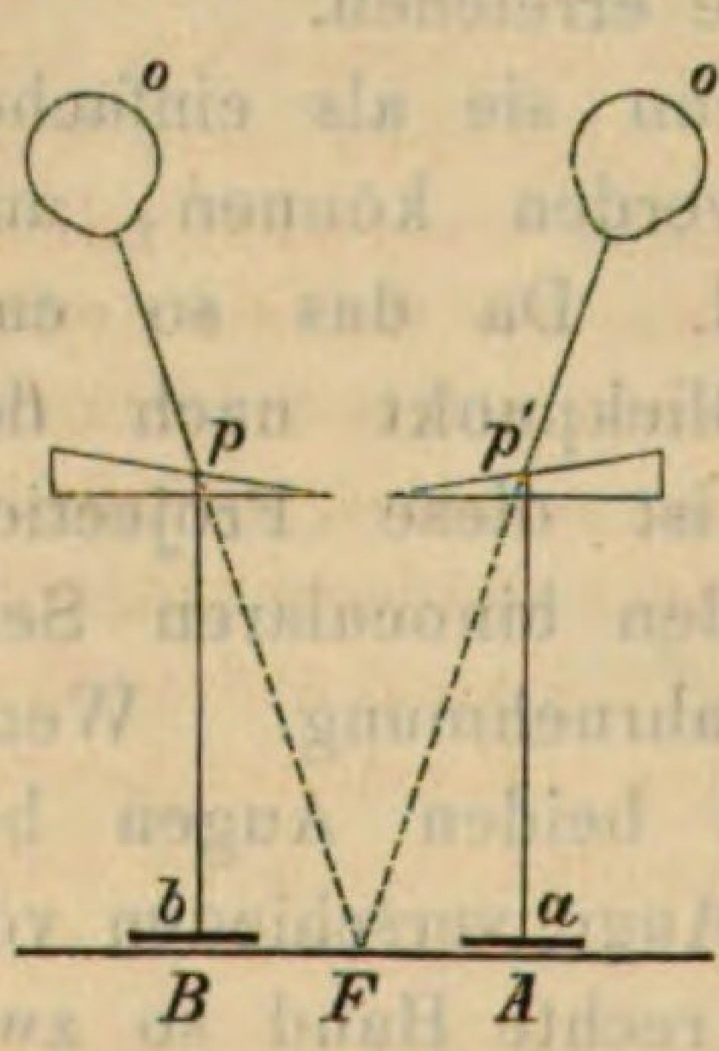


Fig. 121.

Die nativistische Hypothese nahm an, correspondirende Punkte beider Netzhäute vermittelten vermöge einer angeborenen Einrichtung unseres Sehorgans stets nur eine einfache, disparate Punkte stets nur eine doppelte Raumempfindung. Von J. Müller, der diese angeborene Einrichtung in einer Verschmelzung der Sehnervenfasern innerhalb des Chiasmas suchte, wurden daher die correspondirenden Punkte auch als identische Punkte bezeichnet. Diese Annahme wurde zuerst durch die genauere Zergliederung der Tiefenwahrnehmungen und die auf dieselbe gegründete Erfindung des Stereoskops durch Wheatstone erschüttert. Um die stereoskopischen Erscheinungen mit der nativistischen Theorie in Einklang zu bringen, nahm Brücke an, die Verschmelzung geschehe durch sehr rasche Bewegungen des Blickpunktes.. Diese Hypothese, die für die Entstehung der binocularen Tiefenwahrnehmung wahrscheinlich nicht unrichtig ist, wurde jedoch, insofern sie jeden einzelnen Act des binocularen Einfachsehens zu erklären suchte,

durch Dove widerlegt, welcher zuerst fand, dass die stereoskopische Vereinigung disparater Punkte noch bei der instantanen Erleuchtung durch den elektrischen Funken vorkommt, wo Blickbewegungen ausgeschlossen sind. Neuere Verfechter der nativistischten Theorie, wie Panum, E. Hering, sind daher zu sehr complicirten Hypothesen genöthigt gewesen, ohne dass es ihnen gelang eine consequente, den Einfluss psychologischer Momente, namentlich der Erfahrung, ausschliessende Erklärung zu geben. Die psychologische Theorie vermeidet diese Schwierigkeiten, indem sie die Localisation im binocularen Sehraum aus den nämlichen Principien wie die Entstehung des monocularen Sehfeldes entwickelt. Sie nimmt also an, dass die Beziehung der beiden Netzhäute auf einander im Verlauf des Wahrnehmungsprocesses selbst erst sich ausbilde. Zunächst müssen hierbei die zwei Netzhautcentren einander zugeordnet werden als diejenigen Punkte, die dem stets einfachen Blickpunkt entsprechen. Sodann treten für das Sehen in die Ferne die Deckpunkte in Zusammenhang. Bei den meisten Augen beanspruchen offenbar die auf der Bodenebene befindlichen Objecte vorwiegend die Aufmerksamkeit: Deckpunkte werden daher diejenigen Punkte beider Netzhäute, auf welchen sich die Punkte der Bodenebene abbilden. Beim Sehen mehrerer Objecte endlich wird die Abbildung der gleichen Objectpuncte auf disparaten Netzhautstellen zur Erkenntniss der Anordnung der Punkte im Sehraum benützt. Die Zuordnung der Deckpunkte sowohl wie die Erkenntniss der Bedeutung disparater Punkte wird ohne Zweifel durch die Bewegungen des Blickpunktes vermittelt, durch welche in jedem Moment die Einfachheit eines gegebenen Objectpunktes festgestellt werden kann. Nun besitzen wir von den Bewegungen des Blickpunktes Kenntniss durch die Innervationsgefühle, für das ruhende Auge werden aber die Deckpunkte sowie die disparaten Punkte durch ihre Localzeichen signalisirt: dieselben zwei Hülfsmittel, die wir zur Construction des monocularen Sehfeldes verwenden, dienen uns somit zum Aufbau des binocularen Sehraums Als Beweise für die psychologische Entstehung des letztern lassen sich im Allgemeinen folgende anführen: 1) Weder die Deckpunkte noch selbst die Blickpunkte sind einander unveränderlich beigeordnet: in Fällen des s. g. concomitirenden Schielens werden nicht selten sämmtliche Deckpunkte des schielenden Auges sammt dem Blickpunkt andern Deckpunkten des normalen Auges zugeordnet, so dass trotzdem binoculares Einfachsehen erhalten bleibt. Werden solche Patienten durch Operation von ihrem Schielen geheilt, so sehen sie anfangs bei normaler Stellung der Blicklinie doppelt, allmälig stellt dann aber die gewöhnliche Zuordnung der Deckpunkte sich ein. 2) Wir können mit disparaten Punkten einfach sehen, wie die Erscheinungen des stereoskopischen Sehens beweisen. Wir können aber auch 3) mit Deckpunkten doppelt sehen. Man fixire mit beiden Augen aus einiger Entfernung einen verticalen farbigen Streifen. Schiebt man nun an dessen Stelle eine verticale Ebene, so erscheint ein einfaches Nachbild des Streifens; ist aber die Ebene geneigt, so sieht man sehr häufig statt des einfachen zwei Nachbilder, die im fixirten Punkte sich kreuzen. Hier wird das Bewusstsein veranlasst, das Nachbild jedes Auges auf die geneigte Ebene zu projiciren, wodurch die Bilder correspondirender Punkte auf verschiedene Punkte im äusseren Raume bezogen werden. Das gemeinsame Nachbild wird daher auch nur dann bei diesem Versuch einfach gesehen, wenn es nicht auf die geneigte Ebene projicirt wird, sondern frei in der Luft an der Stelle des betrachteten Objectes erscheint *).

*) Wundt, Beiträge, 4. Abh.

Diese Thatsachen führen uns zu der Schlussfolgerung, dass der Beziehung der beiden Netzhautbilder auf ein äusseres Object ein Process zu Grunde liegt, den wir als eine freilich unbewusst geschehende vergleichende Beurtheilung auffassen können. Diesem Gesichtspunkte lassen sich leicht auch diejenigen Erscheinungen unterordnen, die man beobachtet, wenn beiden Augen verschiedene Farben oder verschiedene Helligkeiten dargeboten werden. Hierher gehören die Erscheinungen des stereoskopischen Glanzes, des Wettstreits der Sehfelder und des binocularen Contrastes.

Der von Dove zuerst beobachtete stereoskopische Glanz entsteht, wenn man beiden Augen verschiedene Farben oder verschiedene Helligkeitsgrade darbietet. Betrachtet man z. B. mit dem einen Auge eine schwarze, mit dem andern eine weisse Fläche im Stereoskop, so erscheint das gemeinsame Bild nicht grau sondern graphitglänzend, d. h. es erscheint wie ein schwarzer Gegenstand, der helle Objecte unregelmässig spiegelt. Offenbar wird hier das stereoskopische Bild nach der Analogie vorausgegangener Erfahrungen des binocularen Sehens beurtheilt, in denen ein spiegelndes Object betrachtet, dabei aber das Spiegelbild so reflectirt wurde, dass es nur von einem Auge gesehen werden konnte. Der Wettstreit der Sehfelder entsteht, wenn man den zwei Augen im Stereoskop Bilder darbietet, welche auf keine Weise zu einer gemeinsamen Gesichtsvorstellung vereinigt werden können. Hier kann immer nur abwechselnd das eine oder das andere Bild zum Bewusstsein gelangen. Als binocularen Contrast habe ich eine Reihe von Erscheinungen bezeichnet, die mit dem Wettstreit der Sehfelder nahe verwandt sind. Es bestehen dieselben im wesentlichen darin, dass in beiden Augen Bilder von verschiedener Helligkeit entworfen werden, von denen das eine das andere ganz oder theilweise aus der Vorstellung verdrängt. Diese Verdrängung kann immer entweder auf einen Contrast der beiden Bilder gegen einander oder auf einen ungleichen Contrast derselben zu ihrem Grunde zurückbezogen werden. Einige von Panum beobachtete Erscheinungen, sowie eine Reihe von Wechselbeziehungen zwischen beiden Netzhäuten, die durch Fechner entdeckt worden sind, gehören hierher *)

Der Horopter. Den Inbegriff derjenigen Punkte im äusseren Raum, die auf correspondirenden Punkten beider Netzhäute sich abbilden, hat man in der Regel als Horopter bezeichnet; wir wollen ihn zur Unterscheidung von einer nachher zu erörternden Auffassung dieses Begrifis den Horopter der correspondirenden Punkte nennen. Denkt man sich von jedem Netzhautpunkt eine Richtungslinie in den äusseren Raum gezogen, so ist jeder Punkt, in welchem die Richtungslinien zweier correspondirender Netzhautpunkte sich schneiden, ein Horopterpunkt. Da sich in der Fernstellung des Auges alle Richtungslinien in unendlicher Ferne schneiden, so ist für diesen Fall der Horopter eine in unendlicher Ferne befindliche Ebene. Um für andere Augenstellungen den Horopter zu finden, wollen wir uns, einer von Hering gegebenen geometrischen Construction folgend, in der Fernstellung des Auges die Richtungslinien nach zwei Gruppen von Ebenen geordnet denken, die Ebenen der ersten Gruppe sollen sich sämmt-

*) Dove, Poggendorff's Annalen, Bd. 83. Brücke, Wiener Akademieberichte, 1853. Panum, das Sehen mit zwei Augen, Kiel 1858. Fechner, Abhandl. d. sächs. Ges. d. W. 1860. Wundt, Beiträge, 5. Abh. Helmholtz, physiolog. Optik §. 32.

lich in der Grundlinie durchschneiden, die Ebenen der zweiten Gruppe sollen durch den Kreuzungspunkt der Visirlinien in jedem Auge senkrecht zur Visirebene gelegt sein. Die erste Gruppe, die wir als Querschnitte bezeichnen, schneidet die Netzhaut in Meridianen, die dem Netzhauthorizont parallel sind, die zweite Gruppe, die wir Längsschnitte nennen, schneidet dieselbe in Meridianen, die auf dem Netzhauthorizont senkrecht stehen. Solche Querschnitte und Längsschnitte in beiden Augen, welche correspondirende Punkte enthalten, wollen wir als correspondirende Querschnitte und als eorrespondirende Längsschnitte bezeichnen. In der Anfangsstellung fallen correspondirende Querschnitte beider Augen in eine Ebene, und correspondirende Längsschnitte sind einander parallel. Denken wir uns jetzt das Auge in eine neue Stellung übergeführt, so liegen im Allgemeinen die Querschnitte nicht mehr in einer Ebene, und die Längsschnitte sind einander nicht mehr parallel: jeder Querschnitt und jeder Längsschnitt schneidet aber den ihm correspondirenden des andern Auges in einer geraden Linie; alle Durchschnittslinien der Querschnitte bilden zusammen eine Fläche zweiter Ordnung (Cylinder, Kegel, Hyperboloid oder zwei Ebenen), ebenso alle Durchschnittslinien der Längsschnitte. Die Durchschnittslinie beider Flächen ist der Horopter für die betreffende Augenstellung. Befinden sich, um einige specielle Fälle zu erwähnen, die Blicklinien in symmetrischer Convergenz von der Primärstellung aus, so fallen die Netzhauthorizonte mit der Visirebene zusammen, die Durchschnittslinien aller andern Querschnitte liegen in der Medianebene, und die Durchschnittslinien der Längsschnitte bilden den Mantel eines auf der Visirebene senkrecht stehenden Cylinders, der durch die Kreuzungspunkte der Visirlinien geht. Horopter ist somit ein durch diese Kreuzungspunkte und den Fixationspunkt gezogener Kreis und eine im Fixationspunkt auf der Visirebene senkrecht stehende Gerade. Convergiren die Blicklinien unsymmetrisch von der Primärstellung aus, so ist der Horopter wieder jener Kreis und eine zu ihm senkrechte Gerade, die letztere liegt aber jetzt seitwärts vom Fixationspunkt. Wenn die Blicklinien in einer andern als der Primärstellung convergiren, so sind nun die Quer- und Längsschnitte zu einander geneigt. Doch gibt es für symmetrische Convergenz wieder zwei Querschnitte, welche zusammenfallen, es sind dies aber nicht die Netzhauthorizonte sondern jene zu den letzteren geneigten Querschnitte, welche durch die beiden Kreuzungspunkte gehen; alle andern Querschnitte schneiden sich auch hier in der Medianebene, die Längsschnitte aber in einer schiefen Kegelfläche, welche durch die Kreuzungspunkte und den Fixationspunkt gelegt ist, und deren Spitze unter der Visirebene liegt, wenn die Längsschnitte nach unten convergiren, über der Visirebene im entgegengesetzten Fall. Horopter ist demnach eine in der Medianebene durch den Fixationspunkt gehende, zur Visirebene geneigte Gerade und eine Kreislinie, welche durch die Kreuzungspunkte der Visirlinien und durch einen Punkt jener Geraden hindurchgeht, und welche in einer zur Visirebene geneigten Ebene liegt. In solchen Augenstellungen endlich, in welchen die Quer- und Längsschnitte unsymmetrisch zu einander geneigt sind, ist der Horopter eine durch den Fixationspunkt gehende Curve doppelter Krümmung, die man sich durch den Schnitt zweier Hyperboloide erzeugt denken kann. Eine vollständige analytische Lösung des für diesen Fall ziemlich verwickelten Horopterproblems hat Hankel gegeben*).

*) Hering, Beiträge zur Physiologie, Heft 3 u. 4. Hankel, Poggendorff's Annalen Bd. 122.

Von physiologischer Bedeutung ist der Horopter wesentlich nur für die Fernstellung der Augen und etwa noch für die symmetrische Convergenz von der Primärstellung aus. Aber auch diese Bedeutung verliert der Horopter der correspondirenden Punkte bei den meisten Augen durch die in Fig. 118 erläuterte Incongruenz der Netzhäute, die von Recklinghausen aufgefunden und von Helmholtz und Volkmann näher bestimmt wurde. Diejenigen Punkte des Sehraums, in welchen sich die Richtungslinien der Deckpunkte schneiden, wollen wir den Horopter der Deckpunkte nennen. Derselbe ist von Helmholtz untersucht worden. In der Fernstellung fällt er, wie oben angegeben, bei den meisten Augen mit der Bodenebene zusammen, in den andern Augenstellungen ist er vom Horopter der correspondirenden Punkte nicht wesentlich verschieden. Volkmann hat eine ähnliche Incongruenz zwischen den Deckpunkten und correspondirenden Punkten, wie sie für die verticalen Meridiane besteht, auch für die horizontalen aufgefunden; doch erreicht hier die Abweichung selten $^1/_2{}^0$, und in vielen Augen verschwindet sie völlig. Die letztere Incongruenz kann daher bei der Construction des Horopters unberücksichtigt bleiben *).

§. 196. Die Tiefenwahrnehmung.

Insofern die Tiefenwahrnehmung eine unmittelbare Function des binocularen Sehens ist, haben wir dieselbe im vorigen §. bereits besprochen. Ausserdem kann aber schon das einzelne Auge die Vorstellung der dritten Dimension vermitteln, indem neben der Bewegung der Blicklinien und den stereoskopischen Verschiedenheiten der Netzhautbilder noch andere Momente bei der Erzeugung jener Vorstellung wirksam sind. Es ist daher erforderlich die sämmtlichen monocularen und binocularen Hülfsmittel der Tiefenwahrnehmung in Bezug auf ihren relativen Werth näher zu prüfen. Die wichtigeren dieser Hülfsmittel sind folgende:

1) Der Gesichtswinkel. Er kann natürlich nur bei denjenigen Gegenständen zur Schätzung der Entfernungen beitragen, deren wirkliche Grösse wir annähernd kennen. Wenn wir z. B. einen Menschen in verschiedenen Entfernungen sehen, so urtheilen wir, er sei uns um so ferner, unter einem je kleineren Gesichtswinkel er von uns gesehen wird. Hier geht die aus andern Erfahrungen bekannte Grösse eines Menschen in unser Urtheil ein. Bei Gegenständen, von deren wirklicher Grösse wir uns nie eine Anschauung verschaffen können, wie bei der Sonne oder beim Monde, kann uns daher der Gesichtswinkel nichts für die Beurtheilung der Entfernung helfen. Uebrigens dient derselbe vorzugsweise zur Unterscheidung der Distanzen fern gelegener Objecte, bei welchen die übrigen Hülfsmittel der Entfernungsschätzung nicht mehr anwendbar

*) Helmholtz, physiolog. Optik §. 31. v. Recklinghausen, Archiv f. Ophthalm. Bd. 5. Volkmann, physiolog. Unters. im Gebiete der Optik, Heft 2.

sind. Manche weitere Kennzeichen, wie die Luftperspective, die Entwerfung der Schatten, unterstützen hierbei den Gesichtswinkel.

2) Die Accomodation des Auges. Diese ist natürlich nur innerhalb der Accomodationsgrenzen wirksam. Die Accomodation wird zu einem um so schärferen Unterscheidungsmittel der Distanzen, je mehr sich die Objecte dem Nahepunkt nähern, da nach §. 183 mit der Annäherung an das Auge die Zerstreuungskreise und daher auch die zu ihrer Vernichtung nothwendigen Muskelwirkungen sehr schnell grösser werden. Die Unterscheidung der Entfernungen gründet sich auf das mit der Accomodation für die Nähe verbundene Accomodationsgefühl, welches wahrscheinlich ein Muskelgefühl ist. In Versuchen, bei denen ein Beobachter mit einem Auge durch eine Röhre nach einer entfernten weissen Wand blickte, zwischen welcher und dem Auge ein vertical hängender schwarzer Faden hin- nnd herbewegt werden konnte, fand ich, dass innerhalb der Accomodationsgrenzen die Unterschiedsempfindlichkeit für die Annäherung erheblich feiner ist als die Unterschiedsempfindlichkeit für die Entfernung, und dass diese erst mit der merklich werdenden Vergrösserung des Netzhautbildes eintritt, während jene davon unabhängig ist*).

3) Die Bewegung der Augen. Diese kann in doppelter Weise die Auffassung der Entfernungen vermitteln. Wir überblicken häufig die Gegenstände, indem wir über die Fusspunkte derselben unsern Blickpunkt hinbewegen. So messen wir an der Augenbewegung, die zur Bewegung des Blickpunktes erforderlich ist, die relativen Entfernungen. Bewegungen des Kopfes können diese Augenbewegungen unterstützen. Auch hier ist ein Auge zur Erzeugung der Tiefenvorstellung genügend. Weit vollkommner aber wird diese hervorgerufen, wenn wir die Veränderungen des Blickpunktes mittelst der Convergenz- und Divergenzbewegungen beider Augen erzeugen. Diese sind natürlich davon, ob die Gegenstände sichtbare Fusspunkte haben oder nicht, vollkommen unabhängig, und sie liefern uns ausserdem ein feineres Maass der Entfernungen als jedes andere Hülfsmittel. Doch ist auch dieses Maass, wie jedes andere, das wir aus unsern Empfindungen schöpfen, nur ein relatives, kein absolutes. Wir können unterscheiden, ob ein Object näher oder ferner ist als ein anderes, wir vermögen aber nur höchst unvollkommen anzugeben, wie weit ein Gegenstand entfernt sei, wir sind dabei in der Regel geneigt die Objecte für näher zu halten, als sie wirklich sind. Die Convergenzbewegungen werden innerhalb der Accomodationsbreite durch die Accomodationsbewegungen unterstützt, indem beide in einem solchen Zusammenhang stehen, dass wir auf die Entfernung des Punktes, auf welchen wir unsere Gesichtslinien einstellen,

*) Wundt, Beiträge zur Theorie der Sinnesw., 3. Abh.

unwillkürlich auch accomodiren. Doch kann dieser Zusammenhang durch absichtliche Uebung gelöst werden*).

4) Die stereoskopischen Verschiedenheiten der beiden Netzhautbilder: sie sind im vorigen §. bereits näher betrachtet worden. Die Genauigkeit, mit welcher hierbei die Vergleichung der Netzhautbilder beider Augen geschieht, erreicht die Genauigkeit, mit welcher die kleinsten Abstände von einem und demselben Auge gesehen werden können. Da aber auch die Convergenzbewegungen unter den günstigsten Verhältnissen, nämlich bei der Bewegung von der Fernstellung aus, mit derselben Genauigkeit geschehen (§. 194 Anm.), so liegt hierin ein weiterer Grund zu der Annahme, dass der binoculare Sehraum gleich dem monocularen Sehfeld durch Zusammenwirken der Innervationsgefühle und der Localzeichen sich ausbildet.

Die folgende aus meinen Versuchen zusammengestellte Tabelle gibt eine Vergleichung der relativen Entfernungsschätzung durch Accomodation und durch Convergenzbewegungen.

Entfernung des Fadens vom Auge	Accomodation Unterscheidungsgrenze für Annäherung	Accomodation Unterscheidungsgrenze für Entfernung	Convergenz Unterscheidungsgrenze für Annäherung	Convergenz Unterscheidungsgrenze für Entfernung
250 Cm.	12	12	—	—
180 „	8	12	3,5	5
160 „	—	—	3	3
100 „	8	11	2	2
80 „	5	7	2	2
50 „	4,5	6,5	1	1

Bei einer Entfernung von 180 Cm. entspricht eine Verschiebung des Blickpunktes um 3,5 Cm. einer Winkeldrehung des einzelnen Auges um 68″, was der kleinsten wahrnehmbaren Distanz noch entspricht; die Verschiebung von 1 Cm. bei 50 Entfernung entspricht einer Winkeldrehung von 250″; beide Drehungen betragen jedoch $^1/_{50}$ der ganzen Innenwendung, ebenso findet man für die zwischenliegenden Werthe annähernd dieselbe Verhältnissconstante. Die letztere gilt aber auch, worauf wir schon in §. 194 hinwiesen, für die Schätzung linearer Distanzen. Eine binoculare Tiefenwahrnehmung sah Helmholtz schon eintreten, als die beiden Netzhautbilder nur um 60,5″ gegen einander verschoben waren.

Durch den überwiegenden Einfluss der Convergenz auf die Entfernungsschätzung ist es bedingt, dass, wie H. Meyer gefunden hat, ein äusseres Object bei gleicher Grösse des Netzhautbildes grösser erscheint, wenn es bei stärkerer Convergenz betrachtet wird **).

*) Wundt, Beiträge etc. 4. Abh.

**) H. Meyer, Poggendorff's Annalen Bd. 85.

3. Der Gehörssinn.

§. 197. Bau des Gehörorgans.

Das Gehörorgan zerfällt in drei Abtheilungen: das äussere, das mittlere und das innere Ohr. Davon dienen die beiden ersten der Zuleitung der Schallwellen, das dritte ist der unmittelbaren Uebertragung derselben auf die den Schall percipirenden Nervenenden bestimmt.

Das äussere Ohr besteht aus der durch ihre vielfachen Erhabenheiten und Vertiefungen ausgezeichneten Ohrmuschel, aus dem schräg von der äussern Ohröffnung nach innen und vorn verlaufenden äussern Gehörgang, und aus dem Trommelfell, einer elastischen Membran, die aussen von einer dünnen Fortsetzung der äusseren Haut, innen von der Schleimhaut der Trommelhöhle überzogen wird, und deren eigenes Gewebe aus sehr festen radiären und circulären Sehnenfasern gebildet ist, von denen die ersteren dem äussern Gehörgang, die letzteren der Trommelhöhle zugekehrt sind. Das Trommelfell wird durch den Handgriff des Hammers, der dasselbe nach innen zieht, gespannt erhalten: dadurch entsteht eine nabelförmige Vertiefung ungefähr in der Mitte der Membran, welche letztere zugleich, indem die Ringfasern der Geradestreckung der Radialfasern entgegenwirken, eine nach aussen convexe Wölbung annimmt.

Das mittlere Ohr besteht aus der Paukenhöhle mit der dieselbe ausfüllenden Kette der Gehörknöchelchen und aus der Ohrtrompete oder Eustach'schen Röhre. Die Paukenhöhle ist ein mit Luft erfüllter unregelmässig rundlicher Raum, an dessen innerer Wand sich die der Zuleitung zum Labyrinth dienenden Oeffnungen befinden, das ovale Fenster, welches in den Vorhof führt, aber durch den Tritt des Steigbügels (s Fig. 122) verschlossen ist, und das runde Fenster (f), welches nach unten vom vorigen liegt, in die Schnecke führt und durch eine Membran, das Nebentrommelfell, abgeschlossen wird. Die Ohrtrompete (E) ist ein langer, halb knorpeliger, halb knöcherner Verbindungscanal zwischen der Mundhöhle und der Paukenhöhle. In der Paukenhöhle befinden sich die drei Gehörknöchelchen, Hammer, Ambos und Steigbügel. Sie bilden eine Hebelverbindung, deren erstes Stück, der Hammer (h), durch den Hammergriff (e) an das Trommelfell befestigt ist, und deren letztes Stück, der Steigbügel, im Vorhofsfenster steckt, während das mittlere, der Ambos (a), zwischen beiden das Verbindungsglied abgibt. Die Gelenkflächen der drei Gehörknöchelchen sind durch Bänder an ein-

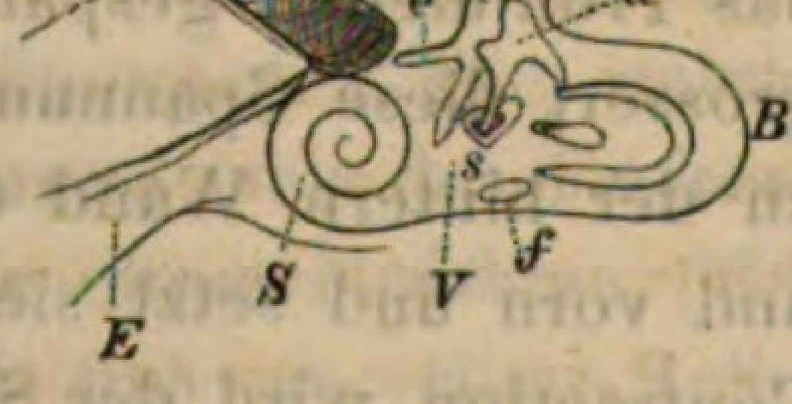


Fig. 122.

ander befestigt. Die wichtigste dieser Gelenkverbindungen ist diejenige zwischen Hammer und Ambos. Die Fig. 123 stellt diese beiden etwas

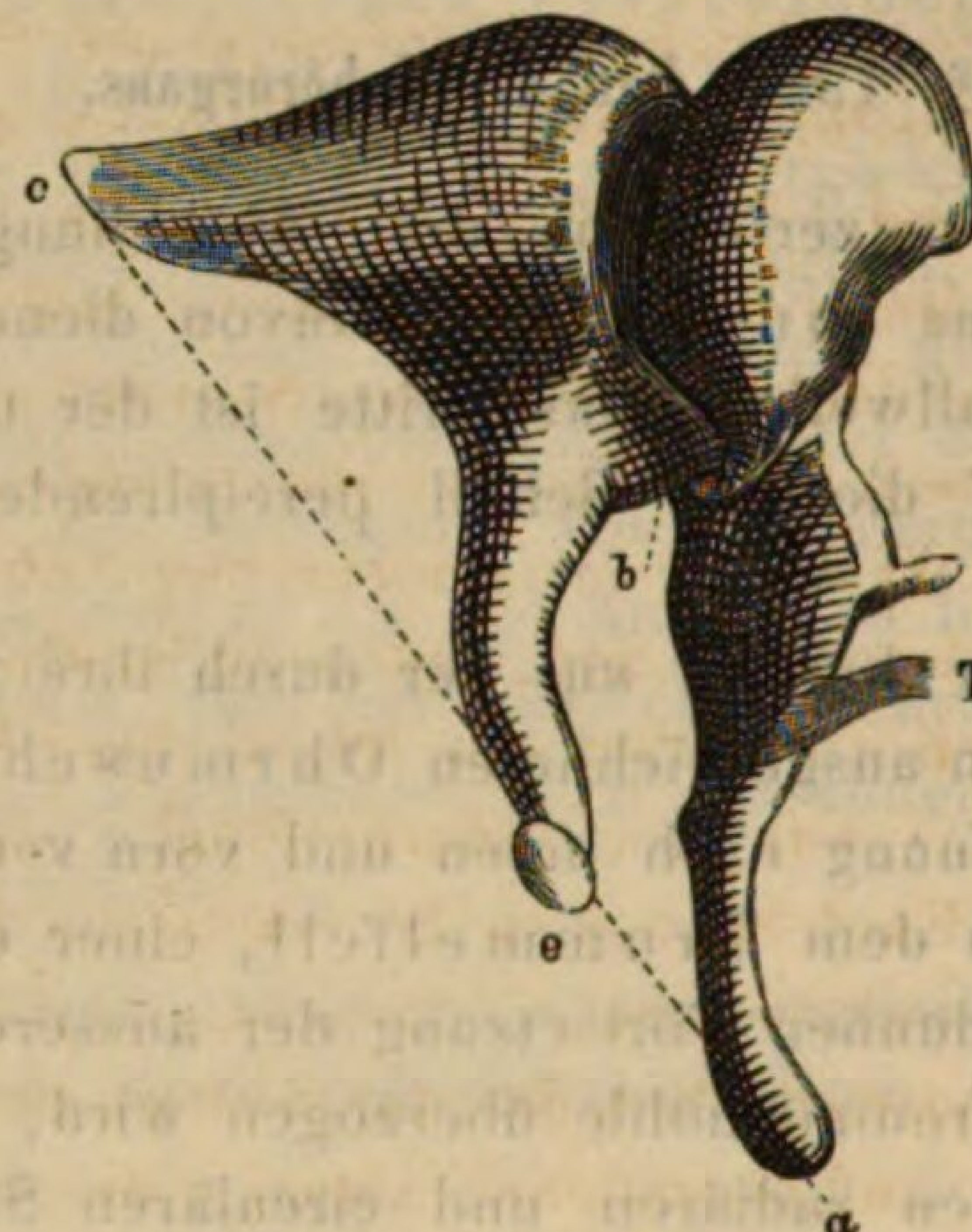


Fig. 123.

vergrössert von der Seite der Paukenhöhle aus dar. Die genannte Gelenkverbindung ist ein mit Sperrzähnen (b) versehenes Drehgelenk. Wird das Trommelfell nach einwärts (gegen die Paukenhöhle) bewegt, so werden die Sperrzähne gegen einander getrieben, und es bilden jetzt Hammer und Ambos einen einzigen Knochen; wird dagegen das Trommelfell von der Paukenhöhle aus nach auswärts bewegt, so erschlafft das Kapselband zwischen Hammer und Ambos, und beide Knöchelchen können etwas von einander gelöst werden. Mit den umgebenden Theilen sind die Gehörknöchelchen, ausser durch Bänder und Schleimhautfalten, durch zwei Muskeln verbunden. Der eine derselben, der Trommelfellspanner (T Fig. 123), entspringt im knorpeligen Theil der Ohrtrompete und läuft in einem eigenen Knochencanal der letzteren zu dem Hammergriff, an welchem er sich ansetzt; durch seine Elasticität wird das Trommelfell gespannt erhalten, und die Contraction des Muskels vergrössert diese Spannung. Der zweite, der Steigbügelmuskel, entspringt an der hintern Wand der Trommelhöhle, läuft bogenförmig nach oben und vorn und setzt sich an das Köpfchen des Steigbügels an; bei seiner Contraction wird der Steigbügel nach hinten und innen gezogen und dadurch der Tritt desselben in die ovale Grube gedrückt.

Das innere Ohr oder das Labyrinth ist eine vollständig geschlossene, mit Wasser angefüllte Höhle, die mit Ausnahme der beiden Fenster ganz von knöchernen Wänden begrenzt ist. Es zerfällt in zwei Hauptheile, den Vorhof mit den Bogengängen und die Schnecke. Der Vorhof (V Fig. 122) ist eine rundliche Höhle, die durch die Membran des ovalen Fensters von der Trommelhöhle getrennt ist. Von ihm aus

gehen drei in drei auf einander rechtwinkeligen Ebenen liegende Bogengänge (BB); am einen Ende jedes Bogengangs befindet sich eine rundliche Erweiterung (Ampulle). Innerhalb der knöchernen Wände des Vorhofs und der Bogengänge liegen membranöse Hüllen, das häutige Labyrinth, die in ihrer Form ziemlich vollständig dem knöchernen Labyrinthe nachgebildet sind. Das häutige Labyrinth ist von Wasser umgeben und ausgefüllt, im Innern der Säckchen befinden sich ausserdem kleine Kalkkrystalle, der Gehörssand. Die Nervenfasern, welche aus der Zerspaltung des im innern Ohrgang (o) verlaufenden Hörnerven hervorgehen, treten von den Wänden des knöchernen Labyrinths auf die Vorhofssäckchen und die Ampullen und enden an verdickten Stellen derselben, indem sie zwischen die Zellen des innen diese Häute überziehenden Cylinderepithels treten. Aus der innern Fläche dieses Epithels ragen nach M. Schultze's Entdeckung steife elastische Haare, die in eine feine Spitze auslaufen.

Von weit verwickelterem Bau ist die Schnecke (S). Sie besteht aus einem spiralförmig aufgewundenen Canal, der durch eine Scheidewand, die nur an der Spitze eine enge Oeffnung hat, in zwei Theile getheilt ist. Davon mündet der eine Theil, die Vorhofstreppe, in den Vorhof, der andere Theil, die Paukentreppe, endet mit der Membran des runden Fensters gegen die Trommelhöhle. Auf der den Schneckencanal durchziehenden knöchernen Leiste und der von ihr ausgehenden membranösen Scheidewand zwischen Vorhofs- und Paukentreppe sind hier die Endorgane des Gehörnerven gelagert. Die Fig. 124 gibt einen sche-

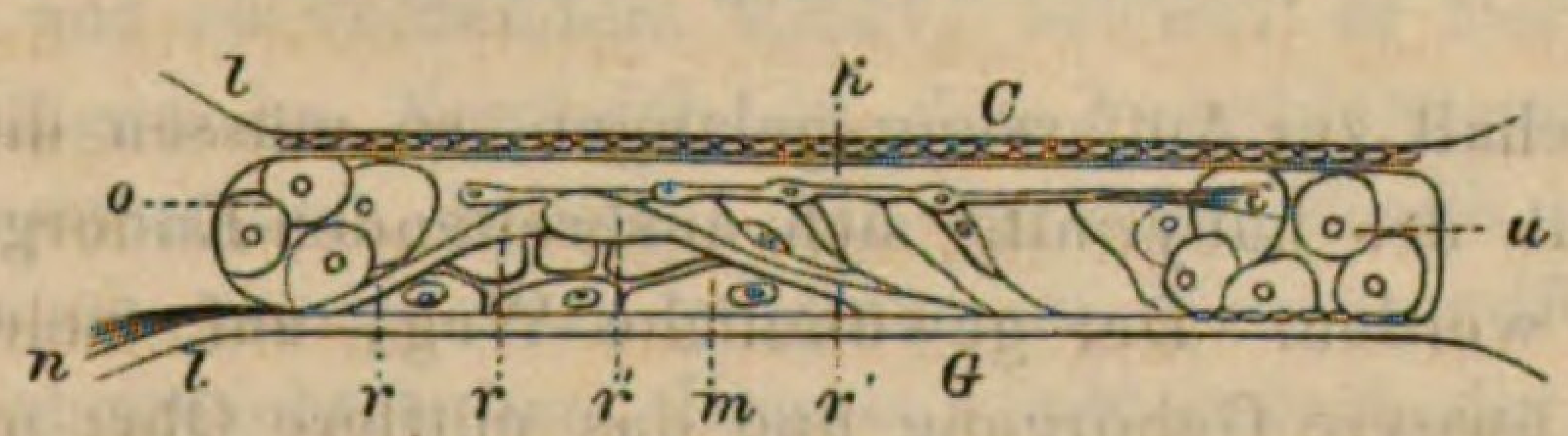


Fig. 124.

matischen Durchschnitt der Scheidewand mit diesen Endorganen. Die Scheidewand selbst besteht aus zwei Membranen (G und C), zwischen denen ein Hohlraum, die sogenannte mittlere Treppe, bleibt, und in diesem Hohlraum befinden sich die Nervenendigungen. Die untere elastische Membran (G), welche die mittlere Treppe von der Paukentreppe trennt, nennt man Grundmembran; die obere Membran (C), die aus einem Netzwerk von Fasern besteht und sich an einer Reihe zahnartiger Fortsätze, welche die Knochenhaut bildet, festsetzt, bezeichnet man als Corti'sche Membran. Vom Rand der knöchernen Leiste ll aus treten die Nerven (n) in den Hohlraum ein. In diesem unterscheidet man zunächst eine Reihe bogen- oder faserförmiger Gebilde, die man als die Corti'schen Fasern bezeichnet, und die höchst wahrscheinlich die eigentlichen Endorgane des Gehörnerven darstellen. Jeder Bogen besteht aus einem aufsteigenden Theil rr, der Faser erster Reihe,

und aus einem absteigenden Theil r′r′, der Faser zweiter Reihe. Beide haben die in der Fig. angedeutete Gestalt und liegen dicht an einander gereiht. Sie sind gespannte, elastische Gebilde und können daher, wenn durch einen Schall die Grundmembran in Schwingungen geräth, leicht in Mitschwingungen versetzt werden. Namentlich gilt dies von den Fasern zweiter Reihe, welche der Grundmembran gerade in der Mitte aufliegen, wo die Schwingungen am ausgiebigsten sein müssen; wahrscheinlich werden erst durch sie dann auch die Fasern erster Reihe zum Mitschwingen gebracht. Die Corti'schen Fasern sind umgeben von einer Menge weicher Fasern und Zellen, die grösstentheils als ein stützendes Bindegewebe anzusehen sind. Zwischen den Schenkeln der Bögen und an der Verbindungsstelle derselben mit der Grundmembran liegen sehr zarte Zellen (m), die wahrscheinlich als Nervenzellen zu deuten sind. Das ausfüllende Bindegewebe bildet, namentlich von der Convexität der Bögen ausgehend, ein regelmässiges Netzwerk (k), welches man als Netzmembran bezeichnet. Auf den Zellen dieser Membran sitzen an der untern Seite andere Zellen wie Knospen auf. Beide Zellenformen sind offenbar Bindegewebszellen. Feine Bindegewebsfasern, die aus ihnen hervorgehen, erstrecken sich theils nach der Grundmembran hin theils nach den beiden Seiten. Hier befinden sich als Begrenzungslagen des Corti'schen Organs grosse kugelige Zellen (bei o und u), deren Bedeutung ungewiss ist*).

§. 198. Zuleitung des Schalls.

Soll der Schall zur Auffassung gelangen, so müssen die Schallwellen zu den innerhalb des Labyrinths sich ausbreitenden Endorganen des Hörnerven geleitet werden. Der gewöhnliche Weg, auf welchem dies geschieht, ist der äussere Gehörgang und das mittlere Ohr; man bezeichnet die Leitung des Schalls auf diesem Weg, nach dem wichtigsten Abschnitt desselben, als die Schallleitung durch die Paukenhöhle. Nur sehr intensive Schallwellen oder solche, die von schwingenden Körpern herrühren, welche entweder unmittelbar die Knochen des Kopfs berühren oder, wie z. B. die Zähne, selbst mit diesen zusammenhängen, können direct durch die Erschütterung der Kopfknochen auf das Labyrinth und auf die Enden des Hörnerven wirken (Schallleitung durch die Kopfknochen).

Bei der Schallleitung durch die Paukenhöhle dient der äussere Gehörsgang zur ersten Auffassung der Schallwellen. Die an die

*) Corti, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 3. M. Schutze, Müller's Archiv, 1858. Deiters, Untersuchungen über die Lamina spiralis membranacea, Bonn 1860. Böttcher, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 19.

Mündung desselben gestellte Ohrmuschel sammelt den Schall, indem die Schallwellen von ihr gegen die vordere Ohrklappe (den Tragus) reflectirt und von dieser in den Gehörgang geworfen werden. Ausserdem vermuthet man, dass die Schwingungen der Ohrmuschel selbst durch den knöchernen Gehörgang sich auf das Trommelfell fortpflanzen (Rinne). Dazu dass die Ohrmuschel durch Schallschwingungen, die von jeder Richtung herkommen, leicht in Mitschwingungen gerathe, sind wohl die vielen Unebenheiten derselben besonders dienlich, indem hierdurch der Schall immer auf einzelne Theile der Oberfläche senkrecht, also in der günstigsten Richtung um Schwingungen zu erregen, auffällt. Beim Uebergang auf das Trommelfell gehen die Verdünnungs- und Verdichtungswellen, die der Schall in der Luft bildete, in so genannte Beugungswellen über, d. h. das Trommelfell geräth als Ganzes ähnlich wie eine tönende Saite in Hin- und Herschwingungen. Hierbei übertragen die Radialfasern des Trommelfells ihre Spannungsänderungen unmittelbar auf den Griff des Hammers. Für diese Uebertragung ist es von Wichtigkeit, dass jene Fasern von vornherein sehr gespannt sind, und dass das Trommelfell durch die gleichzeitige Wirkung der Circularfasern eine Wölbung besitzt, bei welcher im Ruhezustand desselben das Volum auf der concaven Seite ein Maximum, auf der convexen ein Minimum wird, da nur bei einer solchen Form der Luftdruck von Anfang an seine volle Wirkung auf das Centrum der Membran ausüben kann. Diese Wirkung lässt sich als eine Hebelwirkung betrachten. Indem nämlich der Luftdruck senkrecht gegen die Wölbung der Radialfasern gerichtet ist, die er abwechselnd zu vermehren und zu vermindern strebt, bewirkt er hier sehr beträchtliche Ausbiegungen im Vergleich zu den Verschiebungen, welche die Spitze des Hammerstiels erfährt. Ein geringer Werth des Luftdrucks kann daher auch schon einer grossen am Hammergriff angebrachten Kraft das Gleichgewicht halten. Hierbei bleibt jedoch der Steigbügel vor Extremen des Drucks bewahrt, da ein Druck von aussen her höchstens den Hammergriff so weit nach innen drehen kann, bis die Radialfasern gerade gestreckt sind, bei einem Druck von innen her aber das Hammer-Ambosgelenk nachgibt, indem sich die Sperrzähne von einander entfernen, so dass auch bei einem bedeutenden Druck von der Trommelhöhle her der Steigbügel nicht aus dem ovalen Fenster gerissen werden kann. Die Gelenkverbindungen der Gehörknöchelchen haben somit ihre Bedeutung darin, dass sie allzu starke Druckschwankungen vor der Uebertragung auf den Steigbügeltritt mässigen. Bei der Einwärtsbewegung des Trommelfells, wo die Sperrzähne einander klemmen, bilden Hammer und Ambos zusammen einen einarmigen Hebel, der seinen Unterstützungspunkt da hat, wo die Spitze des kurzen Ambosfortsatzes (c Fig. 123) sich gegen die Wand der Trommelhöhle anstemmt, während Angriffspunkt der Kraft der Hammerhandgriff (a) und Angriffspunkt der Last der Stiel des Ambosses (e) ist, so dass, da die Excursion des letztern nur etwa $^2/_3$ von

derjenigen des Hammerhandgriffs beträgt, die Grösse des auf den Steigbügel ausgeübten Drucks etwa $1^1/_2$ mal so gross als die Kraft ist, welche auf den Hammerhandgriff wirkt. Wie bei der Uebertragung der Bewegung vom Trommelfell auf den Hammergriff, so wird also auch bei der Uebertragung vom Hammergriff auf den Steigbügel Geschwindigkeit (d. h. Umfang der Bewegung) eingebüsst und Kraft gewonnen. Hierdurch ist bewirkt, dass der Steigbügeltritt nur sehr kleine Excursionen macht, dass er aber mit grosser Kraft die Schwingungen auf das Labyrinthwasser fortpflanzt. Ausserdem kann der Steigbügel selbst sehr kleine Bewegungen gegen den Amboss ausführen.

Die Gehörknöchelchen verhalten sich den Schallschwingungen gegenüber wie ein einziger absolut fester Körper, weil bei der Kleinheit ihrer Dimensionen die relativen Verschiebungen der einzelnen Theile im Vergleich zur Wellenlänge verschwindend klein sind. Aus demselben Grund ist das Labyrinthwasser als eine nur im Ganzen bewegte Flüssigkeitsmasse zu betrachten, in der keine Unterschiede des Drucks mehr nachweisbar sind. Dasselbe gilt endlich, wenigstens in Bezug auf die tiefen und mittleren Töne, für die im Gehörgang und der Trommelhöhle enthaltene Luft; bei den höchsten Tönen kommt aber die Länge des Gehörgangs einer Viertelswellenlänge nahe, und es wird dann der Ton durch Resonanz verstärkt. Nur für das Trommelfell gilt jene von der Kleinheit der Dimensionen hergenommene Regel nicht, weil dasselbe, als eine dünne Membran, verhältnissmässig langsamer Schwingungen fähig ist. Diese Schwingungen sind um so stärker, je näher der Eigenton des Trommelfells dem äusseren Ton steht. Es ist daher von Wichtigkeit, dass das Trommelfell durch den Tensor tympani gespannt werden kann, und also die Fähigkeit besitzt durch Veränderung seines Eigentons dem Schall sich anzupassen. Die freie Beweglichkeit des Trommelfells wird wesentlich durch die Eustach'sche Röhre ermöglicht, die, indem sie die Paukenhöhle mit der äussern Luft in Verbindung bringt, eine Verdichtung oder Verdünnung der in der Paukenhöhle befindlichen Luft verhindert. Sehr häufig ist jedoch diese Communication gestört, indem die Wandungen der Ohrtrompete, namentlich in dem gegen die Rachenhöhle gekehrten Theil, dicht an einander liegen; in Folge dessen wird immer die Fortpflanzung des Schalls durch die Paukenhöhle verschlechtert, es stellt sich dann aber leicht bei Schlingbewegungen, wahrscheinlich in Folge der hierbei stattfindenden Bewegung der Tuba, die Communication her (Politzer). Die Fortpflanzung der Schallbewegung auf das Labyrinthwasser gibt sich nach Politzer deutlich zu erkennen, wenn man in das Labyrinth ein Manometerröhrchen einsetzt. Jede Druckschwankung in dem mittleren oder äusseren Gehörgang hat dann unmittelbar eine entsprechende Druckschwankung in dem Manometer zur Folge. Ohne Zweifel dient das Nebentrommelfell zur Ausgleichung dieser Druckschwankungen des Labyrinthwassers.

In Bezug auf die Schalleitung durch das mittlere Ohr standen sich bis vor kurzer Zeit zwei Ansichten gegenüber. Nach der einen, die von Savart und J. Müller vertheidigt wurde, sollten bis zu den Enden des Hörnerven (also auch im Trommelfell, in der Kette der Gehörknöchelchen und im Labyrinthwasser) Verdünnungs- und Verdichtungswellen existiren. Nach E. Weber's Theorie, die namentlich von Helmholtz näher ausgeführt worden ist, sind vom Trommelfell an nur Beugungswellen vorhanden, da die knöchernen Theile des Gehörorgans und das Labyrinthwasser wegen der Kleinheit ihrer Dimensionen als incompressible Massen betrachtet werden müssen, die als Ganzes in Schwingung gerathen.

Politzer fand, dass bei Verdichtung der Luft in der Trommelhöhle von der Tuba aus das Wasser in einem mit dem Labyrinthinhalt verbundenen Manometer um $1^1/_2 - 3$ Mm. stieg, bei Verdichtung der Luft im äussern Gehörgang konnte, wenn die Tuba geöffnet war, der Druck nur um $^1/_2 - 1$ Mm. und nach Durchschneidung des Gelenks zwischen Ambos und Steigbügel gar nur um $^1/_4$ Mm. erhöht werden. Ebenfalls eine Druckerhöhung wurde bei Contraction des tensor tympani in Folge von Trigeminusreizung beobachtet. Schlingbewegungen veranlassten eine negative Schwankung um 1—3 Mm. Die Schwingungen des Trommelfells und der Gehörknöchelchen demonstrirten Politzer und Lucae durch feine Federchen, welche an den Theilen befestigt wurden und ihre Bewegungen auf einen berussten Cylinder zeichneten.

Die Schallleitung durch die Kopfknochen hat Ed. Weber studirt, indem er das Trommelfell durch Anfüllen des äussern Gehörsgangs mit Wasser schwingungsunfähig machte. Hierbei soll nicht nur die Leitung durch die Paukenhöhle aufgehoben sondern auch die Leitung durch die Kopfknochen verstärkt werden, wie Lucae vermuthet wegen stärkerer Anspannung des Trommelfells, da er dieses und die Gehörknöchelchen in vergrösserte Schwingungen gerathen sah; doch werden nach Politzer die Druckschwankungen des Labyrinthwassers bei diesem Versuch nicht vermehrt*).

§. 199. Die Gehörsempfindungen.

Die äusseren Eindrücke, die unsere Gehörsempfindungen veranlassen, bezeichnen wir im Allgemeinen als Schall; als besondere Formen desselben unterscheiden wir den Klang und das Geräusch. Der Klang ist ein Schall, der gleichmässig und unveränderlich andauert; das Geräusch dagegen besteht aus einem schnellen Wechsel verschiedenartiger Schallempfindungen. Aus verschiedenartigen, einander störenden Klängen lässt sich ein Geräusch zusammensetzen. Der Klang kann daher der einfachen Farbe, das Geräusch dagegen dem zusammengesetzten Lichte verglichen werden.

Der Klang wird durch eine regelmässig periodische Schwingungsbewegung der Luft erzeugt. Von der Dauer oder Zahl der regelmässig

*) J. Müller, Handbuch der Physiologie. Ed. Weber, Berichte der Leipziger Ges. der Wissenschaften, 1851. Politzer, Wiener Sitzungsberichte, 1861, Wochenblatt der Wiener Aerzte, 1868. Lucae, Archiv f. Ohrenheilkunde, Bd. 3 u. 4. Helmholtz, Archiv f. d. gesammte Physiologie, Bd. 1.

auf einander folgenden Schwingungen hängt die Tonhöhe ab: ein Ton ist um so höher, je kleiner die Schwingungsdauer (die Zeit einer einzigen Hin- und Herbewegung) oder je grösser die Schwingungszahl (die in einer Secunde vorhandene Anzahl der Schwingungen) ist. Bei einer und derselben Schwingungsdauer kann nun aber eine sehr verschiedene Weite oder Amplitude der Schwingungen bestehen; eine Klaviersaite z. B. macht, wenn man sie anschlägt, anfänglich Schwingungen von grösserer, dann von immer kleiner werdender Amplitude, während doch die Zahl der Schwingungen dieselbe bleibt. Wir beobachten hierbei, dass mit abnehmender Amplitude sich die Stärke des Klangs vermindert. Die Klangstärke wächst also mit der Schwingungsweite. Ausser der Tonhöhe und der Stärke des Klangs unterscheiden wir an demselben noch eine weitere Eigenthümlichkeit, durch die wir meistens die Quelle, von welcher er stammt, unmittelbar mit Hülfe der Empfindung zu erkennen vermögen. Diese Eigenthümlichkeit, durch die wir z. B. wahrnehmen, ob der Klang von einer Violine, Clarinette, Oboe oder von irgend einem andern musikalischen Instrumente herrührt, nennt man die Klangfarbe. Sie beruht darauf, dass eine gleichmässige und periodische Schwingungsbewegung abgesehen von der verschiedenen Dauer und der verschiedenen Amplitude auch noch in Bezug auf die Form der einzelnen Perioden differiren kann. So sind z. B. in A und B (Fig. 125) Schwingungsweite und Schwingungsdauer vollkommen gleich, aber die Form der Schwingungen ist in beiden Fällen sehr abweichend.

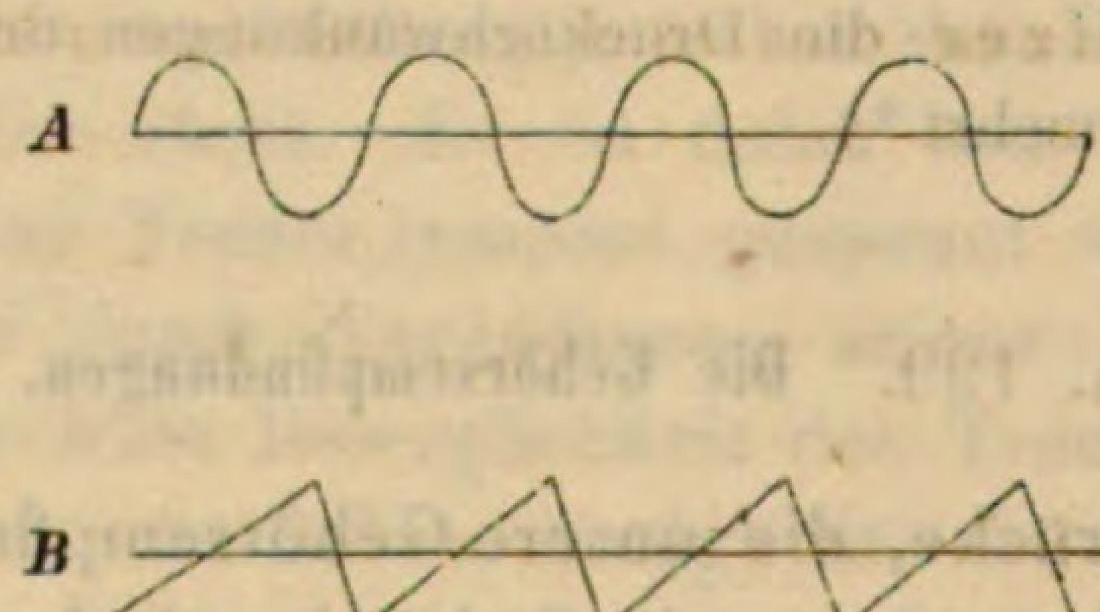


Fig. 125.

Wir unterscheiden somit an dem Klang 1) die Tonhöhe, 2) die Klangstärke und 3) die Klangfarbe, und wir haben zurückgeführt 1) die Tonhöhe auf die Schwingungsdauer, 2) die Klangstärke auf die Schwingungsweite und 3) die Klangfarbe auf die Schwingungsform. Diese drei Factoren, die alle Unterschiede der musikalischen Klänge erklären, lassen sich aber, wie sowohl die objective Untersuchung der Schallbewegung als die subjective Untersuchung der Schallempfindung zeigt, auf bloss zwei, nämlich auf Schwingungsdauer und Schwingungsweite, zurückführen, indem sich nachweisen lässt, dass die Schwingungsform bloss aus einer Superposition von Schallwellen verschiedener Schwingungsdauer und Schwingungsweite besteht, wobei jede einzelne dieser Schallwellen, in die schliesslich die Schwingungsform aufgelöst werden kann, die gleiche einfache Form zeigt. Diese einfache Form der Schallwelle

ist oben in Fig. 125 A dargestellt. Sie ist dadurch gekennzeichnet, dass bei ihr die Hin- und Herbewegung der Lufttheilchen genau der Pendelbewegung entspricht, d. h. dass die Geschwindigkeit eines jeden schwingenden Theilchens nach demselben Gesetze wie die Geschwindigkeit des Pendels zuerst nach der einen Richtung und dann nach der entgegengesetzten Richtung zu- und wieder abnimmt.

Das Resultat einer solchen pendelartigen Bewegung der Lufttheilchen nennen wir einen einfachen Ton. Der einfache Ton kann nur nach Höhe und Stärke (Schwingungsdauer und Schwingungsweite) verschieden sein. Unsere musikalischen Instrumente zeigen immer mehr oder weniger Klangfarbe, geben also nie wirklich einfache Töne. Dagegen lässt sich nach Helmholtz eine Bewegung der Luft erzeugen, die der pendelartigen Bewegung sehr nahe kommt, wenn man eine angeschlagene Stimmgabel vor eine Resonanzröhre hält, welche auf den Ton der Stimmgabel abgestimmt ist. Solch ein einfacher Ton klingt sehr weich und dumpf und hat am meisten Aehnlichkeit mit dem Ton der Flöte oder dem U der menschlichen Stimme. Ein zusammengesetzter Ton oder ein Klang entsteht nun, indem die Schallquelle gleichzeitig mehrere Wellensysteme von verschiedener Schwingungsdauer und Schwingungsweite erzeugt, die, indem sie sich summiren, eine Schwingungsform geben, welche von der Pendelform der einfachen Töne abweicht. Nehmen wir z. B. an, die Schallquelle bringe zwei einfache Töne hervor, von denen der eine die doppelte Schwingungszahl, aber eine viel geringere Schwingungsweite hat, wie dies in Fig. 126 durch die beiden mit unter-

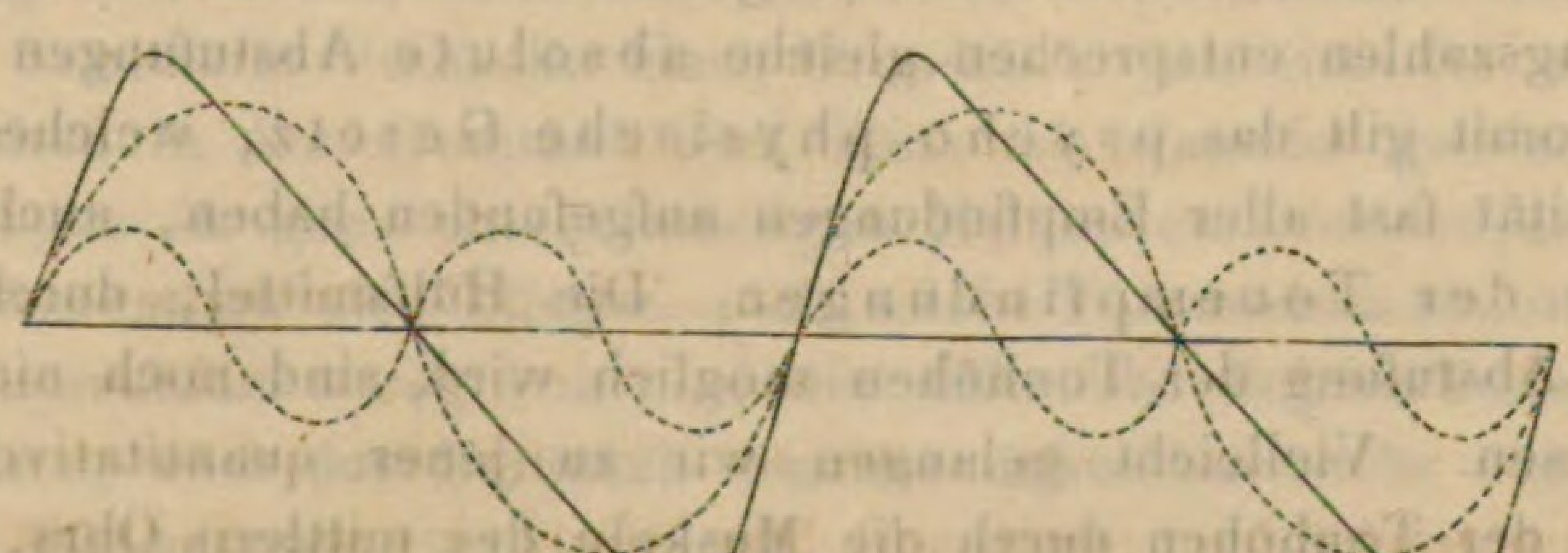


Fig. 126.

brochenen Linien gezeichneten Curven dargestellt ist, so wird der zusammengesetzte Ton die Schwingungsform der ausgezogenen Curve haben. Eine solche Schwingungsform kann man z. B. erzeugen, wenn man eine Saite so in Schwingungen versetzt, dass zunächst die Saite als ganze, dann aber auch jede Hälfte derselben in schwächerem Grade für sich schwingt. Die Schwingungen der ganzen Saite erzeugen den grösseren, die Schwingungen ihrer Hälften erzeugen den kleineren, doppelt so häufigen Wellenzug. Aehnlich lässt sich neben der ganzen Saite jedes Drittheil, Viertheil u. s. f. in besondere Schwingungen versetzen. Auf diese

Weise entstehen an allen musikalischen Instrumenten neben dem einfachen Ton, dem Grundton, immer schwächere Nebentöne, oft in sehr grosser Zahl, die dann sehr complicirte Schwingungsformen geben. Diese Nebentöne sind aber, wie aus dem Vorhergehenden erhellt, stets höhere Töne als der Grundton, wesshalb man sie auch als Obertöne bezeichnet, und ihre Schwingungszahl steht zu derjenigen des Grundtons stets in einem einfachen Verhältnisse. Jede beliebige regelmässig periodische Schwingungsform kann also aus einer Summe von einfachen Schwingungen zusammengesetzt werden, deren Schwingungszahlen ein-, zwei-, drei-, vier- u. s. w. mal so gross sind als die Schwingungszahl der gegebenen Bewegung.

Wir bringen die einfachen Töne schon unmittelbar in der Empfindung in eine Reihe, die Tonreihe, indem wir nicht nur die grössere und geringere Schwingungsdauer als Tiefe und Höhe der Töne unterscheiden, sondern indem wir auch zugleich den Grad der Tonhöhe in der Empfindung feststellen. Der Ausdruck dieses quantitativen Maasses der Tonhöhen ist die musikalische Scala. Die Hauptabstufungen, welche dieselbe unterscheidet, sind mit den Verhältnissen ihrer Schwingungszahlen folgende:

Grundton	Secunde	Terz	Quart	Quinte	Sext	Septime	Octave
1	$^9/_8$	$^5/_4$	$^4/_3$	$^3/_2$	$^5/_3$	$^{15}/_8$	2

Auf je eine Schwingung des Grundtons kommen $^9/_8$ der Secunde, $^5/_4$ der Terz u. s. w. Diese Verhältnisszahlen bleiben für die ganze musikalische Scala die nämlichen, d. h. gleichen relativen Zunahmen der Schwingungszahlen entsprechen gleiche absolute Abstufungen der Tonhöhen. Somit gilt das psycho-physische Gesetz, welches wir bei der Intensität fast aller Empfindungen aufgefunden haben, auch für die Qualität der Tonempfindungen. Die Hülfsmittel, durch welche uns diese Abstufung der Tonhöhen möglich wird, sind noch nicht sicher nachgewiesen. Vielleicht gelangen wir zu jener quantitativen Unterscheidung der Tonhöhen durch die Muskeln des mittlern Ohrs, namentlich den Trommelfellspanner, welcher nach Maassgabe der Geschwindigkeit der Tonschwingungen das Trommelfell schwächer oder stärker spannt.

Die zuletzt erwähnte, von E. Mach aufgestellte Hypothese steht in Einklang mit den über die räumliche Ordnung der Gesichtsempfindungen ermittelten Thatsachen. Hier wie dort bedürfen wir intensiv abgestufter Bewegungsempfindungen, um die Sinnesempfindungen in eine den objectiven Eindrücken entsprechende Ordnung zu bringen. Diese Ordnung führt, den besonderen Verhältnissen der Sinnesorgane entsprechend, dort zur räumlichen Wahrnehmung, hier zur Tonreihe. Die Gültigkeit des psychophysischen Gesetzes für die Tonhöhen lässt sich nach dieser Hypothese einfach als eine Folge der Gültigkeit desselben Gesetzes für die Bewegungsempfindungen auffassen *).

*) E. Mach, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 48.

Wie die Schwingungsform eines Klanges objectiv in eine Reihe einfacher Töne mit pendelartigen Schwingungen zerlegt werden kann, ebenso vermag auch das Ohr aus dem Klang die einfachen Töne, die ihn zusammensetzen, herauszuhören. Aus dem oben entwickelten Gesetz, wornach jeder Ton von Obertönen mit der 2, 3, 4 fachen Zahl Schwingungen begleitet ist, folgt, dass der zweite, vierte und achte Partialton höhere Octaven des Grundtons sind, während der dritte Partialton die Duodecime (die Quinte der nächst höhern Octaven) des Grundtons, der sechste die höhere Octave dieser Duodecime, der fünfte die Terz und der siebente die kleine Septime der zweiten höhern Octave des Grundtons ist. Man kann diese Nebentöne, von denen jedoch die höheren meistens sehr schwach sind, wahrnehmen, wenn man auf einem musikalischen Instrument zuerst den betreffenden Oberton für sich angibt und dann den Klang, in welchem derselbe zu unterscheiden ist. Noch leichter wird die Unterscheidung durch die Anwendung von Resonatoren. Es sind dies gläserne Hohlkugeln oder Röhren mit zwei Oeffnungen, deren eine in den Gehörgang gesteckt, die andere nach der Schallquelle gerichtet wird. Die Luft in diesen Resonatoren schwingt in denselben Perioden wie die äussere Luft, nur ist die Intensität der Pendelschwingungen desjenigen Theiltons, der dem Eigenton des Resonators entspricht, bedeutend verstärkt. Mittelst solcher Resonatoren kann man sogar aus Geräuschen einzelne Partialtöne deutlich heraushören. Doch wird hier die Auffassung der Töne dadurch gehindert, dass die einzelnen Töne nicht wie im Klang ruhig neben einander fliessen, sondern dass sie gegenseitig sich stören. Die Einzeltöne eines Geräusches sind nämlich nicht um bestimmte Vielfache eines Grundtons von einander unterschieden, sondern in dem Geräusch sind Töne mit einander gemischt, deren Schwingungen in ganz unregelmässigen Zahlenverhältnissen zu einander stehen. Namentlich also klingen auch solche Töne neben einander, deren Schwingungszahlen wenig von einander differiren. Solche Töne erzeugen Dissonanz, und das Geräusch besteht daher aus mehr oder weniger gehäuften Dissonanzen.

Das Wesen der Dissonanz hängt mit den Erscheinungen der Interferenz der Töne zusammen. Wenn zwei Töne von derselben Zahl und Amplitude der Schwingungen erklingen, deren Schwingungsperioden zugleich vollständig zusammenfallen, so hört das Ohr nur einen Ton, aber in verdoppelter Stärke. Wenn dagegen die zwei gleichen Töne (ab und cd, Fig. 127) um eine halbe Wellenlänge gegen einander

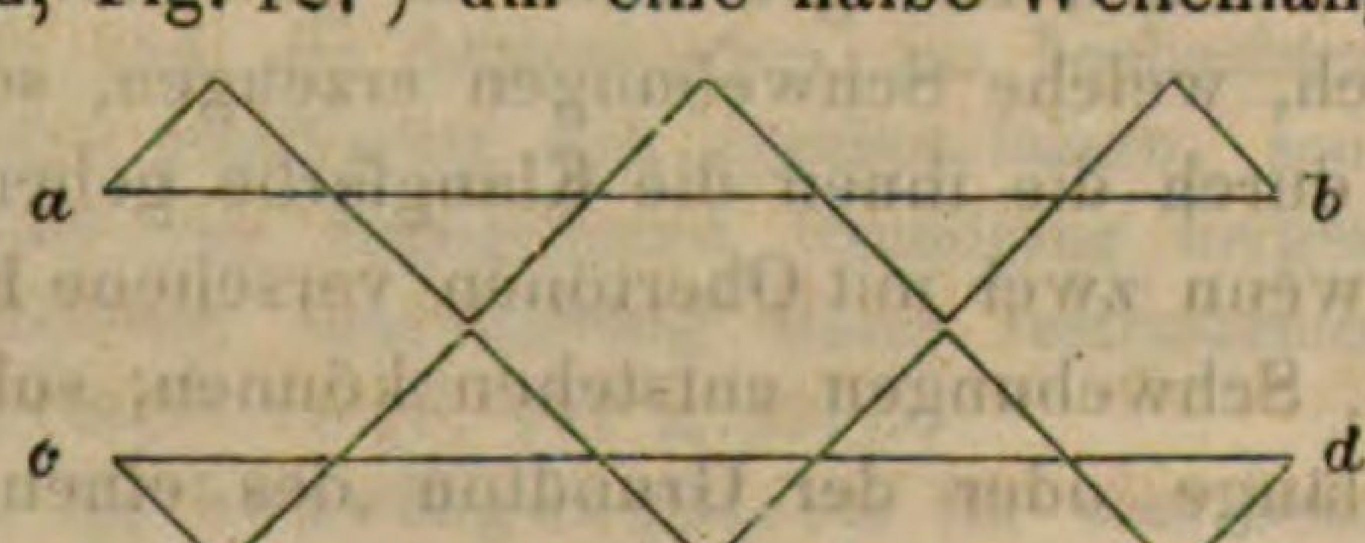


Fig. 127.

verschoben sind, so dass der Wellenberg des einen mit dem Wellenthal des andern zusammenfällt und umgekehrt, so heben die zwei entgegengesetzten Luftbewegungen sich auf, und das Ohr hört keinen Ton. Laufen nun aber zwei Wellenzüge neben einander her, deren Schwingungszahlen nicht völlig übereinstimmen, so wird weder jemals eine gleichmässige Verstärkung noch eine gleichmässige Schwächung des Tons entstehen können, sondern es werden unter allen Umständen Verstärkung und Schwächung des Stroms mit einander abwechseln. Nehmen wir z. B. an, es liefen zwei Wellenzüge neben einander her, die um eine Schwingung in einer gegebenen Zeiteinheit verschieden seien (a b und c d Fig. 128), so wird ein Wellenberg des einen Tons einmal

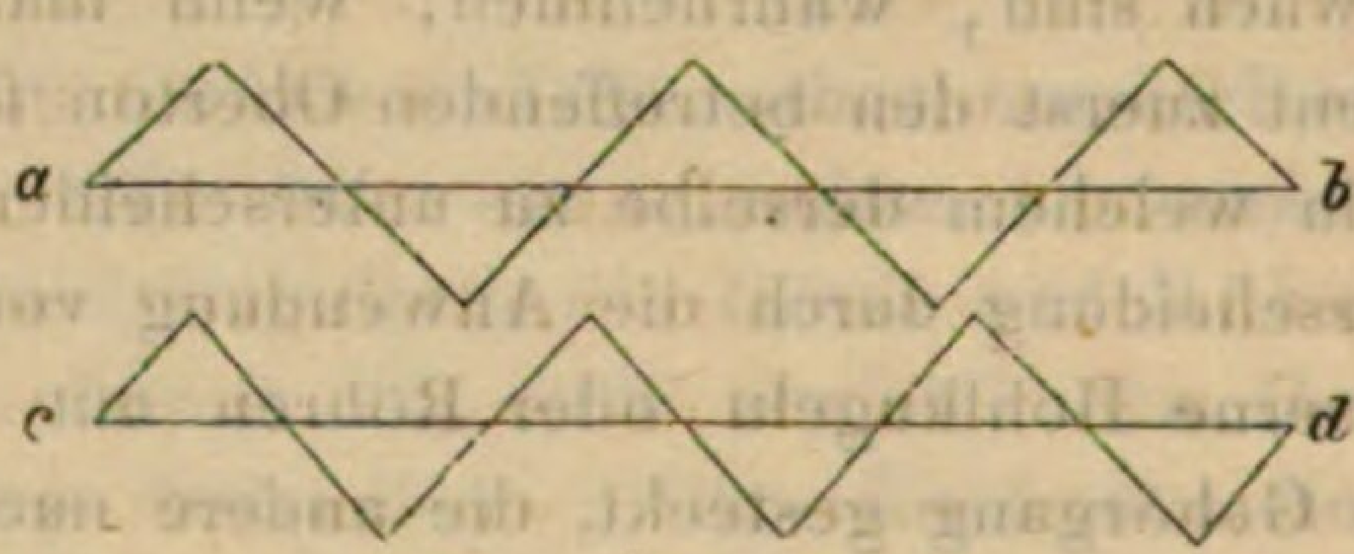


Fig. 128.

(bei b und d) mit einem Wellenthal und einmal (bei a und c) mit einem Wellenberg des andern Tons zusammentreffen, es wird also eine Ab- und Zunahme des Klangs in der Zeiteinheit erfolgen, und es ist einleuchtend, dass, wenn die beiden Wellenzüge um zwei, drei, vier Schwingungen verschieden sind, auch zwei, drei, vier Ab- und Zunahmen eintreten. Man bezeichnet diese durch partielle Interferenz erzeugten Ab- und Zunahmen der Klangstärke als Schwebungen. Zwei zusammenklingende Töne erzeugen eben so viel Schwebungen in der Secunde, als ihre Schwingungszahlen verschieden sind. Der unangenehme Eindruck, welchen die Dissonanz hervorruft, hat in den Schwebungen seinen Grund. Folgen sich die Schwebungen sehr rasch, gehen namentlich mehrere Schwebungen verschiedener Tonmassen neben einander her, so wird es dem Ohr unmöglich die einzelnen Töne von einander zu unterscheiden, und der Klang geht allmälig in ein rasselndes Geräusch über. Die Dissonanz ist am schärfsten, wenn etwa 30 Schwebungen in der Secunde vorhanden sind, betragen dieselben gegen 130 in der Sec., so verwischt sich die Dissonanz, indem die Schwebungen nicht mehr wahrgenommen werden.

Bei den musikalischen Klängen sind es gewöhnlich nicht die einfachen Töne für sich, welche Schwebungen erzeugen, sondern diese entstehen fast immer durch die ihnen die Klangfarbe gebenden Obertöne. Es ist klar, dass, wenn zwei mit Obertönen versehene Klänge zusammen angegeben werden, Schwebungen entstehen können, sobald je zwei Obertöne der beiden Klänge oder der Grundton des einen Klangs und ein Oberton des andern sich hinreichend nahe liegen. Zwei Töne, die um

eine Octave, Duodecime oder Quinte von einander abstehen, bilden keine Schwebungen, indem die ihnen sich beimengenden Obertöne hinreichend verschieden sind. Die übrigen musikalischen Intervalle erzeugen dagegen mehr oder weniger starke Schwebungen, am meisten unter ihnen nähert sich die Quarte der vollkommnen Consonanz, nach ihr erst die grosse Sexte und grosse Terz, zuletzt die kleine Terz und kleine Sexte.

Neben den Obertönen kann, namentlich bei den tieferen Tönen der musikalischen Scala, noch eine zweite Sorte von Tönen Ursache von Dissonanzen werden. Es sind dies die so genannten Combinationstöne. Sie zeichnen sich dadurch vor den Obertönen aus, dass sie nicht bei einem einzigen Klang sondern nur beim Zusammentönen zweier Klänge vorkommen. Das Auftreten dieser Töne hat darin seinen Grund, dass das Gesetz, wornach verschiedene Schwingungsbewegungen der Luft sich einfach addiren, seine strenge Gültigkeit verliert, sobald die Schwingungen nicht mehr sehr klein sind. Dann nämlich entstehen, wenn zwei Töne zusammen angegeben werden, ausser der Luftbewegung, welche den beiden einzelnen Schwingungsbewegungen entspricht, noch als resultirende Effecte schwächere Schwingungen, die theils gleich der Differenz, theils gleich der Summe der Schwingungen beider Einzeltöne sind. Die Combinationstöne zerfallen daher in Differenztöne und in Summationstöne, beide können sowohl durch die Grundtöne als durch Obertöne derselben hervorgerufen werden, und man unterscheidet darnach Combinationstöne erster und höherer Ordnung, von denen die letzteren natürlich die weitaus schwächeren sind. Es leuchtet ein, dass die Combinationstöne gerade so wie die Obertöne die Ursache von Schwebungen werden können, sobald nur die Schwingungszahlen derselben wenig von einander differiren. Ganz besonders hört man die Schwebungen der Combinationstöne bei einfachen Tönen, die möglichst von Obertönen befreit sind, hier allein hört man namentlich auch die Combinationstöne höherer Ordnung.

Zur Untersuchung der Abhängigkeit der Tonhöhe von der Zahl der Luftschwingungen dient die Sirene, ein Instrument, bei welchem über einem Luftstrom eine mit Löchern versehene Scheibe bewegt wird, so dass der Luftstrom gerade so oft unterbrochen wird, als während derselben Zeit durchlöcherte und undurchlöcherte Stellen der Scheibe mit einander abwechselten. Für die Beobachtung des Zusammenklangs verschiedener Töne bedient man sich der Doppelsirene von Helmholtz. Mittelst derselben lassen sich namentlich die Erscheinungen der Interferenz und der Schwebungen gut beobachten, indem nicht nur verschiedene Grundtöne gleichzeitig sich angeben lassen, sondern auch eine beliebige Phasendifferenz der angegebenen Grundtöne hergestellt werden kann. Rücksichtlich der näheren Beschreibung dieses Instrumentes vergl. das unten citirte Werk von Helmholtz (S. 241 u. 591).

Man hielt früher die Schwingungsform für eine besondere, nicht weiter zu zergliedernde Eigenthümlichkeit des Tons. Von Ohm wurde zuerst die Regel

aufgestellt, dass jede Klangmasse in eine Summe einfacher pendelartiger Schwingungen zerlegt werden kann. Helmholtz hat dann, indem er die Methoden zur leichteren Hörbarkeit der Obertöne auffand, gezeigt, dass das Ohr selbst diese Analyse zusammengesetzter Klänge in einfache Töne ausführt. Ebenso wurde von Helmholtz die frühere unrichtige Meinung rücksichtlich der Combinationstöne, die man für bloss subjective Töne hielt, widerlegt und nachgewiesen, dass dieselben objectiven Ursprungs sind *).

Die Eigenthümlichkeiten des Gehörssinns müssen in der Beschaffenheit der die Schallbewegung auffassenden empfindenden Elemente begründet sein. Wie wir in §. 197 gesehen haben, sind die Enden des Hörnerven mit einer grossen Zahl von Endapparaten verbunden, welche eine solche Beschaffenheit besitzen, dass sie, wenn ein äusserer Ton erklingt, in Mitschwingungen gerathen können. Zugleich müssen es verschiedene Endapparate sein, welche durch verschieden hohe Töne in Schwingungen versetzt werden. Man kann mit Wahrscheinlichkeit annehmen, dass die Corti'schen Fasern in der Schnecke die Organe für die Perception der verschiedenen Tonhöhen sind, während die Härchen der Ampullen vermuthlich nur durch unregelmässige Geräusche in Erregung versetzt werden. Nach dieser Hypothese muss man voraussetzen, dass die Stimmung der einzelnen Corti'schen Fasern eine verschiedene sei. Doch ist dabei nicht nothwendig, dass jeder einzelnen wahrnehmbaren Tonhöhe auch eine besondere Faser entspricht. Nach den Gesetzen des Mitschwingens muss vielmehr ein Ton auch solche Fasern, deren Stimmung nur ihm nahe steht, in Mitschwingung versetzen. Hieraus und aus dem grossen Reichthum Corti'scher Fasern, den wir in der Schnecke vorfinden, erklärt sich leicht die Feinheit und der Umfang der uns wahrnehmbaren Tonabstufungen. Die untere Grenze der Tonhöhen, die unser Ohr aufzufassen vermag, liegt bei etwa 30 Schwingungen in der Secunde, die obere Grenze bei 36000 Schwingungen. Dazwischen ist die Feinheit der Tonabstufung so gross, dass nach E. H. Weber geübte Musiker noch einen Unterschied der Tonhöhe wahrnehmen können, der dem Schwingungsverhältniss 1000 zu 1001 entspricht.

Hensen suchte die obige von Helmholtz aufgestellte Theorie an den Gehörhaaren eines Decapoden (Mysis) direct zu prüfen. Er brachte das Gehörorgan unter das Mikroskop, während dem Wasser, in welchem sich dasselbe befand, Töne zugeleitet wurden. Es geriethen dann bestimmte Haare immer bei gewissen Tönen in Schwingungen, während sie bei andern Tönen, welche wieder andere Haare erregten, in Ruhe blieben. Als Gegner der Helmholtz'schen Hypothese ist neuerdings Rinne aufgetreten, der seine Gegengründe hauptsächlich aus der physikalischen Beschaffenheit der Corti'schen Fasern entnimmt. Diese Fasern sind nach ihm so weich, dass sie jeder Druckschwankung leicht nachgeben müssen, während die Theorie des Mitschwingens starre, elastisch gespannte Saiten oder Membranen verlangen würde. Hierbei ist jedoch zu erwägen, dass wir den Grad

*) Helmholtz, die Lehre von den Tonempfindungen, Braunschweig 1862.

der Spannung, welcher den Corti'schen Fasern im lebenden Gehörorgan zukommt, nicht wohl nach der Untersuchung zerlegter Gehörorgane beurtheilen dürfen.

Nach Kölliker sind etwa 3000 Corti'sche Fasern in der menschlichen Schnecke enthalten. Helmholtz berechnet hieraus, dass ungefähr $33^1/_3$ Fasern auf jeden halben Ton kommen würden. Das oben angegebene Verhältniss von 1000 : 1001 Schwingungen würde aber etwa 64 Fasern auf jeden halben Ton nöthig machen. Auch diese Differenz kann man sich jedoch, wie oben angedeutet, aus den Gesetzen des Mitschwingens erklären, da durch einen Ton, dessen Höhe zwischen der Tonhöhe zweier benachbarter Corti'scher Fasern liegt, beide in Mitschwingung gerathen können, die Resultirende dieser gleichzeitigen Schwingungen kann als ein besonderer Ton aufgefasst werden *).

Die verschiedene Function der Endapparate einerseits im Vorhof und den Ampullen, anderseits in der Schnecke erschliesst man aus ihrer ganzen Beschaffenheit. Die Härchen in den Ampullen sind von zu geringer Masse, als dass sie lang in ihrer Bewegung verharren könnten, sie sind also wohl geeignet einzelnen Stössen nachzugeben, nicht aber in regelmässige Schwingungen zu gerathen. Weit eher können wir uns denken, dass die Corti'schen Fasern regelmässiger Schwingungen fähig sind. Doch brauchen auch hier die Schwingungen keineswegs lange anzudauern. Im Gegentheil beweist die Beobachtung, dass dieselben sehr schnell gedämpft werden müssen. Wir finden nämlich beim Gehör eine weit kürzere Nachempfindung als beim Auge. Es geht dies z. B. daraus hervor, dass auch bei sehr schnellem Trillern die einzelnen Töne noch von einander geschieden werden können.

§. 200. Die Gehörsvorstellungen.

Wir beziehen die Gehörsempfindungen im Allgemeinen auf äussere schallerzeugende Objecte. Doch geschieht die Localisation der Gehörseindrücke weit unvollkommner als die Localisation der Gesichtseindrücke. Wir vermögen durch das Ohr allein nur die Richtung des Schalls aufzufassen, aber erst andere Sinne, namentlich das Auge, können uns Aufschluss geben über die Entfernung des schallerzeugenden Gegenstands.

Die zwei Hülfsmittel, durch welche wir die Richtung des Schalls erkennen, sind das Trommelfell und die Ohrmuschel. Durch das Trommelfell gewinnen wir überhaupt erst die Vorstellung, dass der Schall von aussen herkommt. Füllt man den äussern Gehörsgang mit Wasser an, so werden, wie Ed. Weber beobachtet hat, starke Schalleindrücke so gehört, als wenn sie im Ohr selber entstünden. Es hat dies darin seinen Grund, dass hierbei nur noch die Schallleitung durch die Kopfknochen möglich ist, und dass sonst bloss solche Schalleindrücke ausschliesslich durch die Kopfknochen geleitet werden, welche im Kopfe selbst entstehen. Ausserdem dient das Trommelfell, um zu entscheiden, ob der Schall von rechts oder von links herkommt, indem wir, wahr-

*) Helmholtz a. a. O.

scheinlich in Folge der Thätigkeit des Trommelfellspanners, ein Bewusstsein davon haben, ob vorwiegend das rechte oder das linke Trommelfell in Schwingungen versetzt wurde. Die Ohrmuschel verschafft uns durch die Reflexion der Schallwellen, die an ihr stattfindet, darüber Aufschluss, ob der Schall von vorn oder von hinten kommt; wir verlieren daher das Urtheil über die Schallrichtung, wenn die Ohrmuschel dicht am Kopf befestigt wird; ja unser Urtheil kann sogar geradezu verkehrt werden, wenn wir uns eine künstliche Ohrmuschel ansetzen, welche die umgekehrte Stellung der natürlichen hat. Gewöhnlich hören wir den von vorn kommenden Schall deutlicher, weil er vollständiger im Gehörgang gesammelt wird. Aendern wir daher die Verhältnisse, so dass der von hinten kommende Schall deutlicher wird, so wird damit unser Urtheil über die Schallrichtung ein verkehrtes*).

4. Geruchs- und Geschmackssinn.

§. 201. Der Geruchssinn.

Das Geruchsorgan besteht aus den beiden Nasenhöhlen und den damit in Verbindung stehenden Nebenhöhlensystemen. Zur Perception der Geruchseindrücke dienen aber nur die obersten Partieen der beiden Haupthöhlen, in welchen sich die Enden des Geruchsnerven ausbreiten, nämlich der oberste Theil der Scheidewand und die obere und ein Theil der mittleren Muschel. Man bezeichnet diese Partie als die regio olfactoria. Die Schleimhaut ist hier durch eine bräunliche Färbung ausgezeichnet, welche theils von in den Epithelzellen enthaltenen Pigmentkörnchen, theils von dem Inhalt der hier unter der Schleimhaut liegenden schlauchförmigen Drüsen (der so genannten Bowman'schen Drüsen) herrührt. Sehr eigenthümlich verhält sich das Epithel der regio olfactoria. Das die übrige Nasenschleimhaut überziehende Flimmerepithel hört nämlich dort auf und macht einer Lage langer cylindrischer Zellen Platz, welche gegen die Schleimhaut hin mit langen fadenartigen Ausläufern endigen. Zwischen diesen Epithelzellen liegen die eigentlichen Endorgane des Riechnerven. Es sind dies mitten im Epithel gelegene Zellen von spindelförmiger Gestalt, die Riechzellen, welche wahrscheinlich in die Kategorie der Nervenzellen gezählt werden müssen (analog der Nervenzellenschichte der Netzhaut), und welche sowohl nach der freien Oberfläche als in das Parenchym der Schleimhaut eigenthümliche Fortsätze schicken. Aus jeder Zelle entspringt nämlich an dem gegen die freie Fläche gekehrten Pol ein langer stäbchenförmiger

*) Ed. Weber, Berichte der Leipziger Gesellschaft, 1851.

Fortsatz, der bei dem Menschen und den Säugethieren nach Schultze ein abgestumpftes, etwas über die Epithelfläche hervorragendes Ende hat, während er bei den Amphibien und Vögeln lange Cilien führt. Aus dem gegen das Parenchym gekehrten Pol der Riechzelle kommt ein feiner, mit Varicositäten versehener Fortsatz hervor, der ohne Zweifel eine Primitivfibrille des Riechnerven ist.

Die Erregungsmittel des Geruchsnerven sind die Riechstoffe. Es sind dies immer gasförmige Stoffe, die meistens schon in sehr beträchtlicher Verdünnung Geruch hervorrufen. Dass die gewöhnlichen Nervenreize, der mechanische, elektrische Reiz, bei ihrer Einwirkung auf den Geruchsnerven Riechempfindungen hervorrufen, scheint wahrscheinlich, ist aber noch nicht sicher nachgewiesen. Ueber die Ursachen der Geruchsverschiedenheiten ist kaum etwas bekannt, da die verschiedensten Stoffe häufig die nämlichen Gerüche erregen. Wir sind bis jetzt weder im Stande, bestimmte Qualitäten der Geruchsempfindung von einander zu trennen, noch vermögen wir die Intensität der Geruchsreize zu bestimmen. In letzterer Beziehung ist nur bekannt, dass von vielen Riechstoffen quantitativ nicht mehr nachweisbare Spuren genügen, um eine deutliche Geruchsempfindung zu veranlassen. Uebrigens ermüdet der Riechnerv sehr bald; einen Geruch, der längere Zeit eingewirkt hat, empfinden wir daher schwächer und schliesslich gar nicht mehr. Wirken gleichzeitig verschiedene Riechstoffe auf eine und dieselbe Geruchsschleimhaut, so entsteht eine Mischempfindung. Wirken aber zwei Riechstoffe so ein, dass der eine ausschliesslich auf die rechte, der andere auf die linke Geruchsschleimhaut applicirt wird, so entsteht keine Mischempfindung sondern ein Wechsel zwischen beiden Empfindungen.

Die Geruchsempfindungen werden nur sehr unvollkommen, und meistens erst mit Hülfe der andern Sinne, auf die Vorstellung äusserer riechender Objecte zurückgeführt. Es hat dies darin seinen Grund, dass die Gerüche leicht das Gefühl des Angenehmen oder Unangenehmen erregen und also zunächst mehr auf einen Zustand des Subjects als auf ein äusseres Object bezogen werden. Viele Geruchsempfindungen werden sogar gewöhnlich nicht einmal als Gerüche aufgefasst, sondern mit Geschmacksempfindungen verwechselt. Diese Verwechslung ist durch die sehr häufige gleichzeitige Thätigkeit der beiden Sinnesorgane veranlasst, wobei nothwendig dasjenige Organ mehr in den Vordergrund des Bewusstseins tritt, welches sich mehr in activer Thätigkeit befindet.

Ueber die Endorgane des Geruchsnerven und die eigenthümliche Structur der Riechschleimhaut haben uns die Untersuchungen von Ecker, Eckhard und Max Schultze Aufschluss gegeben. Die Physiologie des Geruchssinns befindet sich dagegen noch in sehr mangelhaftem Zustand. Es ist noch kein Versuch gemacht, die scheinbar unendliche Mannigfaltigkeit der Gerüche auf eine bestimmte Zahl einfacher Geruchsempfindungen zurückzuführen; ebenso wenig besitzen wir

ein Maass für die Intensität unserer Geruchsempfindungen. Valentin hat von einzelnen Riechstoffen annähernd diejenige Menge zu bestimmen gesucht, die eine eben merkliche Empfindung veranlasst. Er ermittelte hiezu die Menge von Stoff, welche in einem durch die Nase streichenden Luftvolum enthalten war, und schätzt hiernach, dass bei gleichmässiger Vertheilung über die Riechflächen 0,0016 Milligr. Brom, 0,02 Phosphorwasserstoff, 0,002 Schwefelwasserstoff und 0,00005 Rosenöl erforderlich sind *).

§. 202. Der Geschmackssinn.

Das Hauptorgan des Geschmackssinns ist die Zunge; ausser ihr kann noch der obere Theil der Vorderfläche des weichen Gaumens, der untere Theil des vordern Gaumenbogens und nach der Behauptung Mancher auch die hintere Fläche des weichen Gaumens und der Schlund Geschmacksempfindungen vermitteln. Der wesentliche Geschmacksnerv ist der Glossopharyngeus, neben ihm der Zungenast des Trigeminus. Der erstere verbreitet sich an der Wurzel der Zunge, am weichen Gaumen und Schlund, der letztere versorgt die ganze vordere Zungenpartie. An der Zunge endigen die Nerven grösstentheils in den Papillen. Von den drei Formen der Papillen, den fadenförmigen, schwammförmigen und umwallten, sind die letzteren, die an der Zungenwurzel sich befinden, die nervenreichsten. Ob die in den Papillen gefundenen Endkolben die eigentlichen Endorgane des Geschmackssinns sind, oder ob deren andere noch unentdeckte existiren, bleibt vorerst unentschieden.

Als Erregungsmittel des Geschmacksorgans dienen vorzugsweise gewisse gelöste Substanzen, die Schmeckstoffe. Die Geschmäcke, welche durch verschiedene dieser Stoffe erregt werden können, zerfallen, so viel bekannt ist, in fünf Kategorieen: das Süsse, Salzige, Laugenhafte, Sauere und Bittere. Nach Analogie mit Auge und Ohr kann man vermuthen, dass für jede dieser Qualitäten der Geschmacksempfindung besondere Endorgane existiren. Vielleicht sind diese Endorgane in etwas verschiedenem Mengenverhältniss über die einzelnen Theile der Geschmacksfläche ausgebreitet. So wird an der Zungenwurzel vorzugsweise das Bittere geschmeckt, während die Zungenränder für das Sauere und die Zungenspitze für das Süsse hauptsächlich empfindlich sind. Ein fernerer Unterschied zwischen den einzelnen Geschmäcken soll darin bestehen, dass sie nach der Einwirkung auf die Geschmacksfläche mit verschiedener Geschwindigkeit zur Wahrnehmung kommen: so werde der salzige Geschmack vor dem süssen, dieser vor dem saueren, und der letztere vor dem bittern wahrgenommen (Schirmer). Es scheinen demnach hier ähnliche Unterschiede im Verlauf der Erregung zu existiren, wie sie

*) Max Schultze, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut, Halle 1862. Valentin, Lehrbuch der Physiologie, Bd. 2

beim Auge für die verschiedenen Grundfarben nachgewiesen sind. Die Stärke des Geschmacks wächst nach Valentin (jedenfalls übrigens nur innerhalb gewisser Grenzen) mit der Concentration der Lösungen an schmeckbaren Stoffen. Ausserdem ist sie grösser, wenn contrastirende Geschmäcke etwa vorher eingewirkt haben; sie nimmt dagegen ab durch Ermüdung, d. h. durch längere Einwirkung des nämlichen Geschmacksreizes.

Früher wurde der Glossopharyngeus für den einzigen Geschmacksnerven gehalten. Longet und Schiff zeigten zuerst, dass der Zungenast des Trigeminus gleichfalls Geschmacksnerv ist. Dies beweist theils die Thatsache, dass der Lingualis Trigemini sich in einem grossen Theil der schmeckenden Oberflächen verbreitet, in welchem Fasern des Gloseopharyngeus nicht nachgewiesen sind, theils das Ergebniss von Vivisectionen, wornach Durchschneidung des Lingualis den Geschmack am vordern Theile, Durchschneidung des Glossopharyngeus denselben an der Wurzel der Zunge aufzuheben scheint. Nach Stich, Naumann u. A. laufen die Geschmacksfasern des Trigeminus in der Chorda tympani, da Durchschneidung des Lingualis oberhalb der Vereinigung mit der Chorda den Geschmack nicht merklich alterirt. Doch scheinen immerhin auch im eigentlichen Lingualis Geschmacksfasern zu verlaufen, indem nach Schiff Durchschneidung der Chorda im Cavum tympani bei Thieren mit durchschnittenen Glossopharyngeis den Geschmack nicht völlig aufhebt*).

Horn hat zuerst angegeben, die Perception der verschiedenen Geschmacksqualitäten sei in der oben angegebenen Weise in den einzelnen Theilen des Geschmacksorgans localisirt. Schirmer fand dann, dass jeder Theil des Geschmacksorgans wenigstens in gewissem Grad für alle Geschmäcke empfindlich sei. Dagegen sahen Inzani und Lussana in einem Fall von Lähmung des Trigeminus wieder im Wesentlichen Horn's Angaben bestätigt. Von Valentin liegen Beobachtungen über die Intensität der Geschmacksempfindungen vor, aus denen wir die Angaben über die kleinsten Reize, welche eben noch Geschmack veranlassen, hervorheben. Der Minimalreiz liegt für Zucker bei 1,2 proc., für Kochsalz bei 0,2 — 0,5, für Schwefelsäure bei 0,001 und für schwefelsaures Chinin bei 0,003 proc. in wässeriger Lösung**).

Neben den Geschmacksstoffen ist noch der galvanische Strom als Geschmacksreiz anzuführen. Derselbe erzeugt auf der Seite des positiven Pols einen saueren, auf der Seite des negativen Pols einen schwächeren laugenhaften Geschmack. Diese Geschmacksempfindungen sind nicht durch die aus den Mundflüssigkeiten ausgeschiedenen elektrolytischen Zersetzungsproducte veranlasst, wie schon Volta dadurch bewies, dass er in die Umgebung des positiven Pols eine alkalische Flüssigkeit brachte, welche augenblicklich die Säure neutralisirte. Hiermit ist aber nicht ausgeschlossen, dass nicht die Geschmacksempfindung durch die Ausscheidung der elektrolytischen Zersetzungsproducte im Innern des Nerven veranlasst sein sollte, und es bleibt sonach die Vermuthung gerechtfertigt, dass

*) Longet, traité de physiologie, t. II.

**) Horn, über den Geschmackssinn des Menschen, Heidelberg 1825. Schirmer, nonnullae de gustu disquisitiones, Greifswald 1856. Valentin, Lehrbuch der Physiol., Bd. 2. Inzani und Lussana, Schmidt's Jahrb. 1864.

immerhin der galvanische Geschmack mit dem chemischen eigentlich identisch sei *).

III. Die Muskelbewegungen.

§. 203. Uebersicht und Eintheilung.

Durch die von den Muskeln bei ihrer Zusammenziehung ausgeübten Kräfte werden Bewegungen zu Stande gebracht, die theils unmittelbar als solche eine wichtige Function im Organismus erfüllen, theils für andere Functionen von Bedeutung sind. Die Bewegungen der letzteren Art, wie die Herzbewegungen, Darmbewegungen u. s. w., haben wir bei den betreffenden Verrichtungen näher erörtert. Hier bleiben uns die erstgenannten Bewegungen, die gleichsam sich selbst Zweck sind, noch zu betrachten übrig. Es sind dies die Sceletbewegungen und die Bewegungen der Stimmorgane. Die ersteren vermitteln die Lageänderungen der einzelnen Theile unseres knöchernen Scelets gegen einander und namentlich die Ortsbewegungen unseres Körpers. Die letzteren erzeugen die Klänge und Geräusche der Stimm- und Sprachlaute.

1. Die Sceletbewegungen.

§. 204. Allgemeine Gesetze der Sceletbewegungen.

Die Sceletbewegungen sind abhängig 1) von der Art der Verbindung der Scelettheile unter einander und 2) von der Beschaffenheit des Muskelansatzes.

1) Verbindung der Scelettheile. Die beweglichen Verbindungen der Scelettheile bezeichnet man als Gelenke. Die Gelenkenden der Knochen sind mit Knorpelschichten bedeckt, welche durch geschlossene seröse Säcke überkleidet werden. Die Gelenkenden erhalten theils durch die hierdurch erzeugte Glättung der Oberflächen theils durch die von der serösen Gelenkmembran ausgesonderte klebrige Flüssigkeit, die Synovia, eine die Bewegung erleichternde Beschaffenheit. Beschränkt wird dagegen die Bewegung, abgesehen von den durch die Form der Gelenkenden sich ergebenden Widerständen, durch die sehnigen Bandmassen, welche aussen die Gelenkkapseln überziehen und die Knochen mehr oder weniger fest an einander heften. Während daher die Form der Bewegungen allein bedingt wird durch die Beschaffenheit der Gelenkflächen, ist der Umfang der Bewegungen abhängig theils von

*) Du Bois-Reymond, Untersuchungen über thier. Elektricität, Bd. 1.

Knochenvorsprüngen theils von Bandverbindungen, welche die nach der Form der Gelenkflächen mögliche Bewegung oft sehr beträchtlich beschränken

Wir können folgende Hauptformen der Gelenkbewegung unterscheiden, deren jeder zugleich bestimmte Formen der Gelenke entsprechen:

a) Drehung um eine feste Axe. Diese einfachste Gelenkbewegung kommt in einer doppelten Weise vor, entweder als Drehung um eine annähernd horizontale, im Gelenk gelegene Axe, oder als Drehung um eine annähernd verticale, mit der Axe der gegen einander bewegten Knochen nahehin parallele oder zusammenfallende Axe. Die Gelenke ersterer Art bezeichnet man als Gewerb- oder Charniergelenke, die Gelenke letzterer Art als Drehgelenke. Eine wichtige Form des Gewerbgelenks ist das Schraubencharnier. Ein solches ist das Ellenbogengelenk (Ulnargelenk). Die Axe desselben geht durch die beiden Condylen des Oberarms; am Gelenkende des rechten Oberarms ist die Schraube rechts gewunden, am Gelenkende des linken Oberarms ist sie links gewunden. Beispiele von Drehgelenken sind das Gelenk zwischen dem ersten und zweiten Halswirbel und das Gelenk für die Drehung des Vorderarms um seine Längsaxe. Das erstgenannte Gelenk vermittelt die Drehung des Kopfs auf der Wirbelsäule, seine Axe liegt im Zahnfortsatz des zweiten Halswirbels. Das letztgenannte Gelenk, Supinations- und Pronationsgelenk, setzt sich aus mehreren Gelenken oder wenigstens aus mehreren Paaren von Gelenkflächen zusammen. Das wichtigste dieser Gelenke ist das Gelenk zwischen der kopfförmigen Erhabenheit des Oberarms und der entsprechenden Vertiefung des Radius. Die Axe der Bewegung geht von der Mitte dieses Gelenks aus, zieht schräg gegen die Ulnarseite des Vorderarms und endigt am stilförmigen Fortsatz der Ulna. Hülfsgelenke sind die Gelenkverbindungen zwischen dem Kopf des Radius und der Ulna, zwischen dem Kopf der Ulna und dem halbmondförmigen Ausschnitt des Radius einerseits und der cartilago triquetra anderseits. Diese Hülfsgelenke erleichtern die Drehung um die vorhin genannte Axe, welche Drehung selbst zunächst im Hauptgelenk zu Stande kommt.

b) Drehung um zwei feste Axen. Hierher gehören alle diejenigen Gelenke, bei denen die Oberflächen der Gelenkenden in zwei auf einander senkrechten Richtungen eine erheblich verschiedene Krümmung haben. Dabei hat entweder die Oberfläche in diesen beiden Richtungen eine gleichsinnige Krümmung, und nur der Grad derselben (der Krümmungshalbmesser) ist verschieden, oder die Oberfläche ist nach beiden Richtungen in verschiedenem Sinne gekrümmt, also in der einen Richtung convex und in der andern Richtung concav. Zu den Gelenken der ersteren Art gehören das Gelenk zwischen Atlas und Hinterhaupt und das Gelenk zwischen Vorderarm und Handwurzel, bei beiden ist die

Krümmung von rechts nach links mit einem etwas grösseren Halbmesser beschrieben als die Krümmung von vorn nach hinten. Entsprechend diesen beiden Krümmungen sind in beiden Gelenken zwei Hauptdrehungen möglich, eine Vor- oder Rückwärtsbeugung und eine Seitwärtsneigung. Die Gelenke der zweiten Art hat man als Sattelgelenke bezeichnet. Es gehören hierher vorzugsweise die Mittelhandgelenke der Finger. Das ausgesprochenste Sattelgelenk unter ihnen ist das Mittelhandgelenk des Daumens. Das hintere Ende des Daumenknochens ist vom Radiàl- zum Ulnarrand convex, von der Rücken- zur Hohlhandseite concav gekrümmt, der Handwurzelknochen, auf dem er sich bewegt (os multangulum majus), hat die entgegengesetzten Krümmungen. Die Hauptdrehungen sind demzufolge Beugung und Streckung und Seitwärtsbewegung (Abduction und Adduction des Daumens).

c) Drehung um eine in einer bestimmten Richtung bewegliche Axe. Gelenke, in welchen die Drehung nach diesem Princip geschieht, kann man als Spiralgelenke bezeichnen; der Prototyp derselben am menschlichen Scelet ist das Kniegelenk. Die beiden Condylen des Oberschenkels sind von hinten nach vorn und von rechts nach links gekrümmt. Die erstere Krümmung nimmt von hinten nach vorn beträchtlich zu, dem Abschnitt einer Spirale sich annähernd; wegen dieser veränderlichen Krümmung beschreibt die Drehungsaxe bei der Beugung und Streckung einen Weg, der ebenfalls ein Abschnitt einer Spirale ist. Die Krümmung von rechts nach links ermöglicht eine Pronation und Supination des Unterschenkels, die aber wegen der gespannten Seitenbänder nur in der Beugestellung des Beines ausführbar ist.

d) Drehung um einen festen Punkt. Die Gelenke, in welchen die Drehung nur um einen Punkt geschieht, gestatten die freieste Beweglichkeit. In ihnen kann um eine beliebige entweder während der Bewegung fest bleibende oder wandernde Axe die Drehung erfolgen; die einzige Bedingung ist, dass alle Axen in einem Punkt, dem Drehpunkte, sich durchschneiden. Es gehören hierher ausschliesslich die Kugelgelenke, das Hüftgelenk und das Schultergelenk. Bei ihnen ist das eine Gelenkende ein Theil einer Kugel, das andere ein Theil einer Hohlkugel. Dabei umspannt immer die Hohlkugel eine kleinere Zahl von Winkelgraden als die Kugel.

Keiner bestimmten Classification fügen sich jene unvollkommenen Gelenkverbindungen, bei welchen flache oder schwach gekrümmte Knochenenden durch sehr straffe Bandverbindungen mit einander in Berührung gehalten werden. Es gehören hierher diejenigen Knochenverbindungen, die in der Anatomie als Amphiarthrosen, Symphysen und Synchondrosen bezeichnet werden, z. B. die Verbindungen der Wirbel, der einzelnen Hand- und Fusswurzelknochen, der Beckenknochen, der Rippen und des Brustkastens. In allen diesen Fällen gestattet die Knochenverbindung an sich eine Drehung um eine grössere Anzahl von Axen. Aber

die Drehung wird theils durch die straffen Bandverbindungen theils durch Knochenvorsprünge bedeutend beschränkt. So gestatten z. B. die ziemlich weichen Intervertebralknorpel, welche die einzelnen Wirbel mit einander verbieden, nach allen Richtungen eine gleiche Beweglichkeit. Hier sind es namentlich die Gelenkverbindungen der schiefen Fortsätze, welche, abgesehen davon, dass sie vor der Zusammendrückung schützen, durch die Art ihres Ineinandergreifens an den verschiedenen Theilen der Wirbelsäule die Beweglichkeit in verschiedenem Grade beeinträchtigen; am meisten gehemmt ist sie zwischen den einzelnen Lendenwirbeln.

Bei der Untersuchung der Gelenke und der durch sie ermöglichten Bewegungen handelt es sich in den meisten Fällen um eine Zurückführung derselben auf eine ideale Form, der sich die Wirklichkeit mehr oder weniger annähert. Wenn wir z. B. einem Gelenkende die Form einer Kugel, eines Ellipsoids oder dem Durchschnitt desselben die Form einer Spirale zuschreiben, so sind dies immer nur die einfachen geometrischen Formen, denen sich das Gelenkende am meisten annähert. Oder wenn wir von Drehung um eine, um zwei feste Axen reden, so finden dabei theils immer noch geringere Drehungen um andere Axen statt, theils sind die betreffenden Axen in Wirklichkeit nicht vollkommen fest sondern etwas beweglich So wandert nach Henke bei dem Drehgelenk zwischen erstem und zweitem Halswirbel die Drehungsaxe aus dem Innern des Zahnfortsatzes gegen dessen vordere Fläche; mit jeder Seitwärtswendung des Kopfes ist desshalb ein schwaches Sinken desselben verbunden. So ist ferner bei den Sattelgelenken ausser in den zwei auf einander senkrechten Hauptrichtungen eine minder umfangreiche Drehung auch in allen andern Richtungen möglich, und es kann zudem ein kegelförmiger Raum beschrieben werden, wobei die Drehungsaxe in jedem Moment wechselt, u. s. f. Ein näheres Eingehen auf diese Abweichungen macht die Mechanik der Gelenke äusserst verwickelt, und hat man sich daher bisher meistens mit den ersten Annäherungen begnügen müssen.

Indem Langer in der oben angegebenen Weise das Kniegelenk als ein Spiralgelenk beschreibt, wobei aber die einzelnen Spiralen verschieden seien, nimmt er zugleich an, dass in diesem Fall incongruente Gelenkflächen auf einander schleifen, da die Gelenkflächen der Tibia den Condylen des Oberschenkels sich nicht anpassen. Dagegen hat Henke darauf aufmerksam gemacht, dass incongruente Berührungsflächen höchstens auf sehr kleine Strecken hin sich von einander abwickeln können. Er nimmt desshalb im Kniegelenk zwei Gelenke, ein oberes und ein unteres, an, welche durch die zwischengelegene Bandscheibe, auf deren Oberflächen die Gelenkenden schleifen, von einander getrennt werden. Auch betrachtet er die Durchschnitte der Oberschenkelcondylen nicht als Spiralen, sondern als Kreise, die aber nicht genau parallel der Medianebene gerichtet seien. Die obere Articulation soll die Streck- und Beugbewegung, die untere Articulation eine rotirende Bewegung um die senkrechte Axe vermitteln, durch Combination beider Drehungen entsteht die Totalbewegung der Tibia am Oberschenkel. Diese letztere Annahme scheint uns nur eine verschiedene Betrachtungsweise und durch die Zerlegung in zwei Articulationen die Auffassung des oberen Gelenks als eines Spiralgelenks nicht ausgeschlossen zu sein. Da, wie oben bemerkt, die einzelnen Spiraldurchschnitte verschieden sind, so bildet die ganze Oberfläche eines Condylus einen Schraubengang, der am rechten Knie rechts

und am linken Knie links gewunden ist; hieraus erklärt sich, dass der Unterschenkel bei jeder starken Streckung zugleich nach aussen gedreht wird *)

2) Anordnung der Muskeln. Die Muskeln, welche die in den Gelenken sich berührenden Knochen gegen einander bewegen, sind entsprechend den Axen der Bewegung angeordnet. Bei den einaxigen Gelenken liegen also die Muskeln zu beiden Seiten der Axe (z. B. die Strecker und Beuger am Ellenbogengelenk), bei den mehraxigen Gelenken und den Gelenken mit beweglicher Axe wird die Muskelanordnung verwickelter, indem das Gelenk rings von Muskeln umgeben ist und einzelne derselben bei der Drehung um einige Axen betheiligt sein können. Es ist jedoch in dieser Beziehung noch kein einziges Gelenk eingehend genug untersucht worden, so dass es möglich wäre, die in demselben stattfindenden Bewegungen etwa in ähnlicher Weise wie diejenigen des Augapfels (vgl. §. 193) zu analysiren. Wir sind daher auch nur im Stande, die allgemeinsten Principien, die in der Anordnung unserer Sceletmuskeln befolgt sind, anzugeben.

Die Bewegungen der Scelettheile folgen allgemein dem Gesetz des einarmigen Hebels. Es sei (Fig. 129) der Knochen B C durch den Muskel M beweglich gegen den Knochen A B, mit welchem er mittelst des Gelenkes B verbunden ist. Es ist dann in B der Unterstützungspunkt, und Kraft und Last haben ihren Angriffspunkt auf derselben Seite vom Unterstützungspunkte, nämlich die Kraft an dem Ansatzpunkt m des Muskels M, und die Last entweder im Schwerpunkt s des Gliedes B C oder, falls dieses noch eine äussere Last trägt, in dem gemeinsamen Schwerpunkt der Last und des Gliedes B C. Man ersieht aus dieser Darstellung, dass im Allgemeinen der Ansatzpunkt der Kraft näher am Unterstützungspunkt liegt als der Angriffspunkt der Last. Unsere sich bewegenden Glieder sind somit keine Krafthebel sondern Geschwindigkeitshebel, d. h. es wird eine grössere Kraft verbraucht, als die Last beträgt, dafür aber eine entsprechend grössere Geschwindigkeit bei der Bewegung der Last erzeugt.

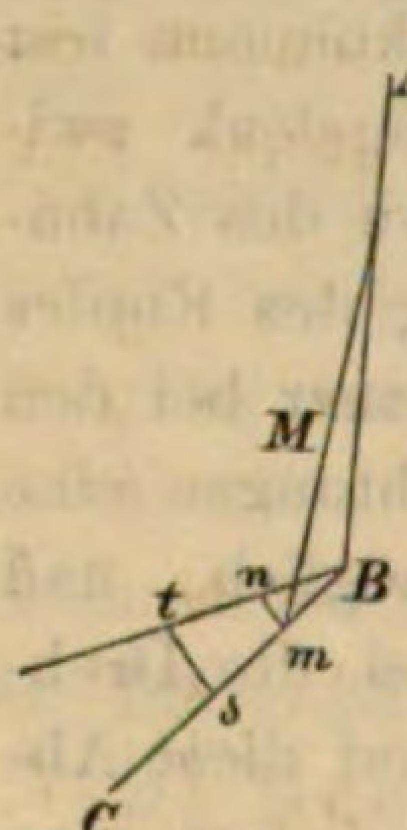


Fig. 129.

Kraft und Last sind am Hebel im Gleichgewicht, wenn sie sich umgekehrt verhalten wie die Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Wird daher mit k die Kraft und mit l die Last bezeichnet, so muss in der obigen Fig. k : l = s B : m B sein. Nun hat aber, während die Kraft die Strecke m n zurücklegte, indessen die Last die Strecke s t zurückgelegt, und es verhält sich m n : st = m B : s B, d. h. die von Kraft und Last in derselben Zeit zurückgelegten Wege stehen im selben Verhältniss wie ihre Entfernungen vom Unterstützungspunkt. Hieraus ergibt sich, dass genau ebenso viel an Kraft verloren geht, als an Geschwindigkeit gewonnen wird. Würde etwa die Last bei m, die Kraft bei s ihren

*) Henke, Anatomie u. Mechanik der Gelenke, Leipzig u. Heidelberg 1863. Langer, Denkschriften der Wiener Akademie, 1856.

Angriffspunkt haben, so wäre der Hebel umgekehrt ein Krafthebel, es würde dann auf Kosten der Geschwindigkeit Kraft gewonnen werden.

Die Wirkung, welche ein Muskel oder eine Muskelgruppe an einem Gelenkhebel ausübt, ist, ausser von der Grösse der aufgewendeten Muskelkraft und der zu bewegenden Last, von der Richtung abhängig, in welcher sowohl der Muskelzug als die Last auf den Hebel einwirken. Kraft und Last sind am wirksamsten, wenn sie in senkrechter Richtung an dem Hebel ziehen; je spitzer der Winkel ist, den ihre Richtung mit derjenigen des Hebels bildet, um so geringer wird ihre Wirkung. Ueber die Richtung, in welcher die Last einwirkt, lässt sich nichts allgemeines aussagen, sie fällt in den meisten Fällen mit dem vom Schwerpunkt zum Boden gefällten Perpendikel zusammen, und sie kann in Bezug auf die Scelettheile mannigfaltig wechseln. Dagegen ist sehr allgemein die Richtung der Kraft eine ungünstige: die Muskeln setzen sich meistens nicht unter annähernd rechten sondern unter spitzen Winkeln an die Hebel des Scelets an. Dadurch wird nur ein kleiner Theil der vom Muskel ausgeübten Kraft zur wirklichen Bewegung verwendet, ein oft grösserer Theil geht für die Bewegung verloren. Man findet den für die Bewegung nutzbaren Theil der Muskelkraft, wenn man die ganze Muskraft als eine auf der Richtung des Muskelzugs a c abgetragene Länge b c versinnlicht (Fig. 130). Construirt man ein Parallelogramm, in welchem b c die Diagonale ist, und von welchem die eine Seite c d senkrecht auf der Richtung des zu bewegenden Gliedes B C steht, so wird das Parallelogramm durch die Seite c e ergänzt. Durch die Längen c d und c e werden die Seitenkräfte ausgedrückt, in welche sich die Kraft b c zerlegen lässt. Es ist also nur die kleinere Seitenkraft c d der ganzen Muskelkraft, die wirklich zur Bewegung verwendet wird, während die grössere Seitenkraft c e bloss die zwei Gelenkenden an einander presst. Diese ungünstige Lagerung der Muskeln am Scelet, die in dem ganzen Aufbau des letztern nothwendig begründet liegt, gleicht sich jedoch während des Verlaufs der Bewegung mehr und mehr aus. Ist z. B. (in Fig. 130) der Knochen B C in Folge des Muskelzugs in die Stellung B D übergegangen, so werden nun c′ d′ und c′ e′ die beiden Componenten der Kraft b′ c′. Die auf die Bewegung verwendete Seitenkraft wächst also continuirlich im Verlauf der Bewegung.

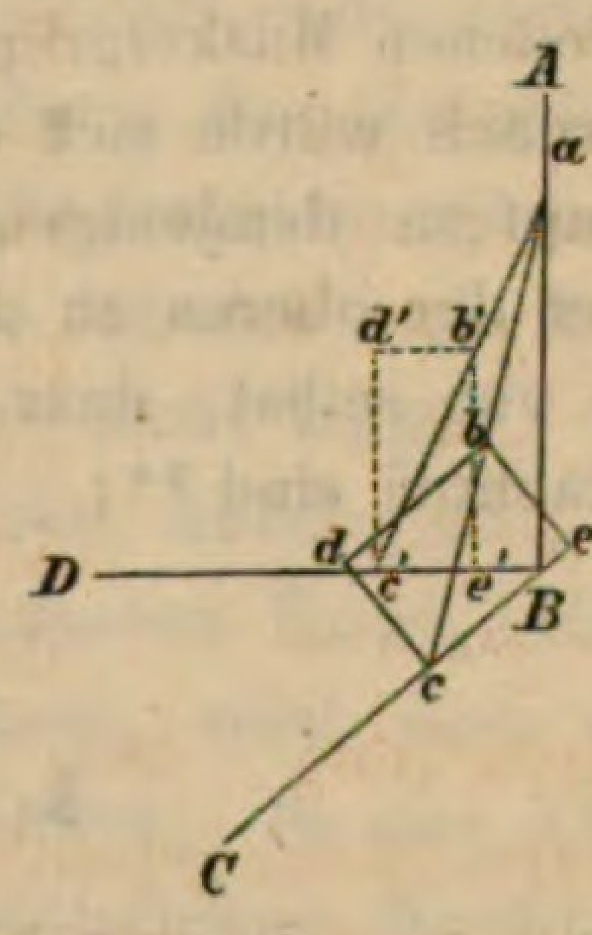


Fig. 130.

Zur Bestimmung der auf einen Scelettheil einwirkenden Muskelkräfte muss man demnach die Richtung und die Stärke des Muskelzugs kennen Sind die beiden Ansatzpunkte eines Muskels nahezu punktförmig, so geht natürlich die Richtung des Muskelzugs in der geraden Verbindungslinie der Ansatzpunkte. Wenn der Ansatz ausgedehnter ist, so hat namentlich bei verwickelt gebauten

Muskeln die exacte Bestimmung der Zugrichtung grössere Schwierigkeiten. Hier muss zuerst jedes parallel oder convergirend nach einem Punkt verlaufende Faserbündel für sich genommen auf seine Zugrichtung bestimmt werden, um dann alle diese einzelnen Zugrichtungen zu einer resultirenden Zugrichtung zusammenzusetzen. Die Muskelkraft ist, wie im §. 172 angegeben wurde, proportional dem Querschnitt. Um nun die in der Zugrichtung ausgeübte Kraft zu finden, muss man, sobald die Fasern nicht selbst in der Zugrichtung verlaufen, die Kraft eines jeden parallelen Faserbündels in ähnlicher Weise in Seitenkräfte zerlegen, wie dies oben in Bezug auf die in der Zugrichtung selbst ausgeübte Kraft geschehen ist, und man hat dann schliesslich die sämmtlichen Seitenkräfte, die in die Zugrichtung fallen, zu addiren. Um die Resultante der Zugrichtung und Zugkraft mehrerer Muskeln, die am nämlichen Hebel wirken, zu finden, ist dasselbe Verfahren einzuschlagen. Man hat bis jetzt kaum an einem Gelenk auf diese Weise methodisch den Mechanismus der Bewegungen zergliedert *).

Ueber das Verhältniss, in welchem die Länge der Muskelfasern zur Grösse, um die sie sich verkürzen müssen, steht, hat Ed. Weber Beobachtungen mitgetheilt. Aus denselben ergibt sich, dass die Länge der Muskelfasern des menschlichen Körpers, ungeachtet dieselbe sehr (von 5 bis 453 Mm.) differirt, dennoch überall dem Verhältnisse der Verkürzung, die sie erfahren können, proportional ist. Das Verhältniss der Länge zu dieser Verkürzung ist im Mittel = 1 : 0,47, also nahehin = 2 : 1. — Da der Nutzeffect der Muskeln proportional ihrem Gewicht ist, so suchte Weber vergleichende Zahlen für den Nutzeffect der verschiedenen Muskelgruppen zu erhalten, indem er die Gewichte derselben bestimmte. Hiernach würde sich der mögliche Nutzeffect sämmtlicher Muskeln am Kopf und Rumpf zu demjenigen der oberen Extremitäten verhalten wie 1 : 2, der Nutzeffect der oberen zu demjenigen der unteren Extremitäten wie 2 : 4. Es versteht sich von selbst, dass alle diese Zahlen nur als höchst approximative Werthe zu betrachten sind **).

§. 205. Die Ortsbewegungen des Körpers.

Unter den zusammengesetzten Bewegungen, welche durch die Wirkung einer grösseren Anzahl von Sceletmuskeln entstehen, sind die wichtigsten die Ortsbewegungen. Es können dieselben auf eine so mannigfaltige, durch den Willen modificirte Weise zu Stande kommen, dass eine erschöpfende Betrachtung aller möglichen Ortsbewegungen kaum ausführbar ist. Wir beschränken uns hier auf die Betrachtung des gewöhnlichen Gehens und Laufens, nachdem wir zuvor die Bedingungen der normalen Ruhestellung des Scelets bei aufrechter Haltung, des Stehens, untersucht haben.

Das aufrechte Stehen wird ermöglicht, sobald ein von dem Schwerpunkt des Körpers gezogenes Perpendikel, die Schwerlinie, in den

*) Fick, Zeitschr. f. rat. Med., Bd. 9.

**) Ed. Weber, Berichte der Ges. der Wissensch. zu Leipzig, 1849 und 1851.

auf dem Boden von den Füssen umschlossenen Raum fällt, und sobald alle diejenigen Gelenke, auf welchen die Last des Rumpfes ruht (Hüft-, Knie- und Fussgelenk), so gesteift sind, dass sich die Gelenkenden nicht gegen einander bewegen können. Der Schwerpunkt des Körpers hat, weil die einzelnen Scelettheile gegen einander beweglich sind, eine etwas wechselnde Lage. Bei ruhigem Herabhängen der Arme fällt derselbe nach Ed. Weber in den oberen Theil (das Promontorium) des Kreuzbeins. Die durch diesen Punkt gezogene, nach aufwärts verlängerte Schwerlinie steigt etwas hinter dem Schwerpunkt des Kopfes herab, liegt vor der Hals- und Brustwirbelsäule, kreuzt die letztere in der Gegend der letzten Brustwirbel, liegt dann hinter den Drehpunkten der Hüftgelenke, fällt hierauf in den Zwischenraum des hintern Theils der Kniegelenke und trifft endlich zwischen den beiden Füssen ungefähr in der Mitte zwischen dem Fersenhöcker und dem Köpfchen des ersten Mittelfussknochens den Boden. Die Steifung der Gelenke geschieht theils durch die Schwere der nach oben von ihnen gelegenen Körpermassen, theils durch die Spannung der Bänder, theils endlich durch die active Anspannung der Muskeln, die letztere ist die Ursache der Ermüdung beim Stehen. Die Wirkung der Schwere auf die Gelenke kann, in ähnlicher Weise wie im vorigen § die Wirkung des Muskelzugs, in eine Drehung erzeugende und in eine das Gelenk zusammendrückende zerlegt werden. Davon befördert die zweite selbst die Steifung des Gelenkes, die erste muss durch die Wirkung der Bänder und Muskeln compensirt werden. So z. B. würden Hüft- und Kniegelenk ohne Bänder und Muskelspannung die Last des aufrecht stehenden Körpers nicht tragen; da die Schwerlinie hinter den Drehpunkten dieser Gelenke herabgeht, so würde der Körper nach hinten fallen. Umgekehrt müssten Kopf, Hals und oberer Theil der Brustwirbelsäule nach vorn sinken, weil sich die Schwerlinie vor den Gelenken dieser Scelettheile befindet. In der That fällt der Körper in dieser Weise, wenn er durch plötzlichen Nachlass der Muskelspannung zusammenbricht. Nur das Fussgelenk befindet sich in einer solchen Lage zur Schwerlinie, dass es auch ohne besondere Muskelspannung die Last des Körpers zu tragen vermag. Jeder Fuss ruht nämlich auf drei Punkten, auf der Ferse, dem Sesambein des ersten und demjenigen des fünften Mittelfussknochens; der erste Unterstützungspunkt liegt also hinter, die beiden andern liegen vor der Schwerlinie. Jede Drehung, die um einen dieser Punkte stattfinden könnte, wird aber durch die Feststellung der beiden andern Punkte aufgehoben.

Das normale Gehen besteht in der mit möglichst geringer Muskelanstrengung geschehenden horizontalen Fortbewegung des Körpers. Diese Fortbewegung verlangt, dass nicht bloss eine in horizontaler Richtung fortbewegende Kraft vorhanden sei, sondern dass auch fortan die für das Stehen geforderte Bedingung der Unterstützung des Schwerpunktes erfüllt bleibe. Man kann daher auch das Gehen definiren als die hori-

zontale Fortbewegung des Schwerpunktes bei stetiger Unterstützung desselben durch das Scelet. Diese Bedingungen werden beim Gehen dadurch erfüllt, dass zunächst das eine Bein sich senkrecht unter den Schwerpunkt stellt und dann durch Streckung im Fuss-, Knie- und Hüftgelenk sich verlängert. Hat so das Bein das Maximum seiner Verlängerung erfahren, so hebt es sich durch Beugung im Kniegelenk vom Boden ab, dabei wird durch die Anstemmung des Fusses gegen den Boden eine Kraft ausgeübt, die sich in eine horinzontale und eine senkrecht wirkende zerlegen lässt. Von diesen wird die letztere durch die Schwere ganz oder grösstentheils aufgehoben, und die horizontale bewegt den Schwerpunkt nach vorwärts. Dies dauert so lange, bis das Bein das Maximum seiner Streckung erreicht hat. Während dessen schwingt das andere Bein so weit nach vorn, dass es auf den Boden aufgesetzt als Stütze des Schwerpunktes dienen kann, worauf das zweite Bein ganz in derselben Weise wie vorhin das erste die vorwärts bewegende Kraft ausübt. Während dieser Bewegungen der Beine führt auch der Rumpf schwächere Bewegungen aus. Er neigt sich jedesmal gegen das stemmende Bein hinüber, damit der Schwerpunkt über dasselbe zu liegen kommt. Ausserdem wird der Rumpf unwillkürlich nach vorn geneigt, um so mehr, je schneller das Gehen ist, weil der Rumpf wegen seiner grossen Oberfläche einen bedeutenden Luftwiderstand findet und daher bei aufrechtem Gang leicht hinten übersinken könnte. Endlich wird auch dem Rumpf durch das schwingende Bein eine kleine Drehung um den Schenkelkopf des festgestemmten Beines mitgetheilt. Diese Wirkung wird jedoch dadurch wieder aufgehoben, dass gleichzeitig der dem schwingenden Bein entgegengesetzte Arm nach vorn und der Arm der gleichen Seite nach hinten bewegt wird, was eine entgegengesetzte Drehungswirkung um den feststehenden Schenkelkopf erzeugt. Hieraus erklärt sich also, dass die Pendelbewegung der Beine beim Gehen von einer entgegengesetzten Pendelbewegung der Arme begleitet wird.

Die Vorwärtsbewegung des vom Boden abgelösten Beins geschieht lediglich durch die Schwere. Das Bein schwingt wie ein Pendel um seinen Aufhängungspunkt in der Schenkelpfanne. Die Schrittdauer ist daher abhängig von der Schwingungsdauer des pendelnden Beins und von der Zeit, während welcher beide Beine den Boden gleichzeitig berühren. Bei kürzeren Beinen wird desshalb ein rascherer Gang möglich sein, und man findet, dass bei sehr schnellem Gehen die Schenkelköpfe durch Anziehung der Beine möglichst niedrig getragen werden. Das schnellste Gehen ist dann vorhanden, wenn die Zeit, während welcher beide Beine den Boden berühren, gerade null ist, d. h. wenn das eine Bein in dem Moment auf dem Boden auffällt, wo das andere von demselben gelöst wird. Existirt eine Zwischenzeit, während deren keines der beiden Beine den Boden berührt, so entsteht aus dem Gehen das Laufen. Die Schrittlänge, der bei einem Schritt zurückgelegte

Weg, ist abhängig von der senkrechten Höhe des Beines über dem Boden und von der Länge des vom Boden abzuwickelnden Fusses. Bei grösseren Beinen ist also eine grössere Schrittlänge möglich. Da nun hiernach zu schnellem Gehen erforderlich ist, dass grosse Schrittlänge und kleine Schrittdauer sich combiniren, so ist klar, dass um so schnelleres Gehen und Laufen möglich sein wird, je längere Unterextremitäten das Scelett besitzt, denn es steht dann die grösste Schrittlänge zu Gebote und kann doch auch die Schrittdauer durch Niedrigtragen der Schenkelköpfe erheblich verkürzt werden.

Die richtigen Principien für die Sceletbewegungen im Allgemeinen hat schon vor 200 Jahren Alphons Borelli gegeben. Dagegen haben die Gesetze der Ortsbewegungen erst in neuerer Zeit durch die Gebrüder Weber eine erschöpfende Untersuchung gefunden *).

2. Die Stimmbildung.

§. 206. Bau und akustische Bedeutung des Stimmorgans.

Das Organ der Stimmerzeugung ist der Kehlkopf, als Hülfsorgane dienen die Lungen, die Luftröhre, die Rachen- und Mundhöhle. Der Kehlkopf ist ein membranöses Zungenwerk, das von der Lunge und Luftröhre aus angeblasen wird und dadurch Klänge erzeugt, die theils durch die wechselnde Spannung der in ihm ausgespannten schwingenden Membranen theils durch die veränderliche Configuration der die Bedeutung eines Ansatzrohres erfüllenden Rachen- und Mundhöhle modificirt werden können. Der Kehlkopf besteht zu diesem Zweck aus einem festen Knorpelgerüste, dessen einzelne Stücke durch Bänder und Muskeln mit einander in Verbindung stehen und dadurch ähnlich wie die Theile des Scelets gegen einander beweglich sind.

Die für die Stimmerzeugung wesentlichen Knorpel des Kehlkopfs sind: der Schildknorpel, der Ringknorpel und die Giesskannenknorpel. Der Schildknorpel (S Fig. 131), der grösste unter ihnen, bildet den oberen und vorderen Theil des Kehlkopfs und schliesst wie eine Kapsel die inneren Theile des Kehlkopfs ab. Der Ringknorpel (R) bildet in seinem vordern Abschnitt einen schmalen Bogen nach unten vom Schildknorpel und geht hinten in eine hohe

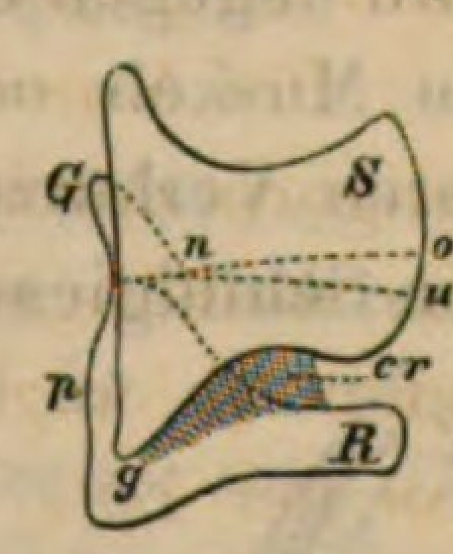


Fig 131.

Platte (p) über, welche die hier vom Schildknorpel gelassene Lücke ausfüllt. Die beiden Giesskannenknorpel (G) endlich sitzen oben auf der Platte des Ringknorpels, symmetrisch zu beiden Seiten der Mittellinie. Schild- und Ringknorpel sowie Ring- und Giesskannenknorpel

*) Borelli, de motu animalium. Ed. und W. Weber. Mechanik der menschlichen Gehwerkzeuge, Göttingen 1836. H. Meyer, Müller's Archiv 1853. Vergl. a. med. Physik §. 60 u. f.

sind durch elastische Bänder mit einander verbunden, welche, ähnlich den Gelenkbändern, zwischen denjenigen Stellen der Knorpel ausgespannt sind, die gelenkartig auf einander bewegt werden können. So befindet sich ein Band vorn in der Mitte zwischen Schild- und Ringknorpel, es überziehen zwei Bänder rechts und links die zwischen diesen beiden Knorpeln (bei g) befindliche Gelenkkapsel, und es befinden sich zwei ziemlich schlaffe Bänder als Gelenkkapseln zwischen Giesskannen- und Ringknorpel. Zwei Bänderpaare endlich laufen unter der Schleimhaut vom Giesskannen- zum Schildknorpel herüber und bilden dadurch zwei Schleimhautfalten, welche die Stimmritze begrenzen: es sind die oberen und die unteren Stimmbänder (ihr Verlauf ist durch die punktirten Linien n o und n u angedeutet). Beide entspringen dicht über einander vom vordern Fortsatz, dem so genannten Vocalfortsatz der Giesskannenknorpel; die oberen Stimmbänder laufen ziemlich horizontal nach vorn, die untern divergiren von ihnen etwas nach unten, und so setzen sich beide Paare unter einander an der Innenfläche des Schildknorpels an. Die oberen Stimmbänder sind weit schlaffer und flacher, sie stehen zu der Stimmbildung in keiner unmittelbaren Beziehung. Die unteren Stimmbänder dagegen, die durch Anblasen leicht in Schwingungen versetzt werden können, sind die für die Klangerzeugung erforderlichen Zungen. Die Muskeln des Kehlkopfs sind wesentlich dazu bestimmt, theils diesen Zungen verschiedene Spannungsgrade zu geben, theils die zwischen ihnen befindliche Stimmritze zu verengern und zu erweitern. Die Anspannung der Stimmbänder wird hauptsächlich bewirkt durch die Bewegung des Schild- und Ringknorpels gegen einander in dem zwischen beiden (bei g) befindlichen Seitengelenk. Die Drehung in diesem Gelenk wird ausgeführt durch den Ringschildknorpelmuskel (musc. cricothyreoideus, die Schraffirung c r Fig. 131 deutet den Verlauf seiner Fasern an). Die Erschlaffung der Stimmbänder wird dagegen bewirkt entweder durch Nachlass der Spannung des genannten Muskels oder, beim Verbleiben der Knorpel in der vorigen Stellung, durch Verkürzung des in den Falten der Stimmbänder selbst verlaufenden Schildgiesskannenmuskels (musc. thyreoarytaenoideus, t h a Fig. 132), oder endlich durch beide Momente gleichzeitig. Der Schildgiesskannenmuskel muss bei seiner Zusammenziehung die beiden Knorpel, zwischen denen er verläuft, einander nähern und dadurch das Stimmband erschlaffen; unterstützt wird er in dieser Wirkung durch den im Innern des Kehlkopfs verlaufenden seitlichen Ringgiesskannenmuskel (cricoarytaenoideus lateralis c r l), welcher bei fixirtem Ringknorpel ebenfalls den Giesskannenknorpel nach vorn zu ziehen und dadurch das Stimmband zu verkürzen vermag. (Die Fig. 132 zeigt diese beiden Muskeln

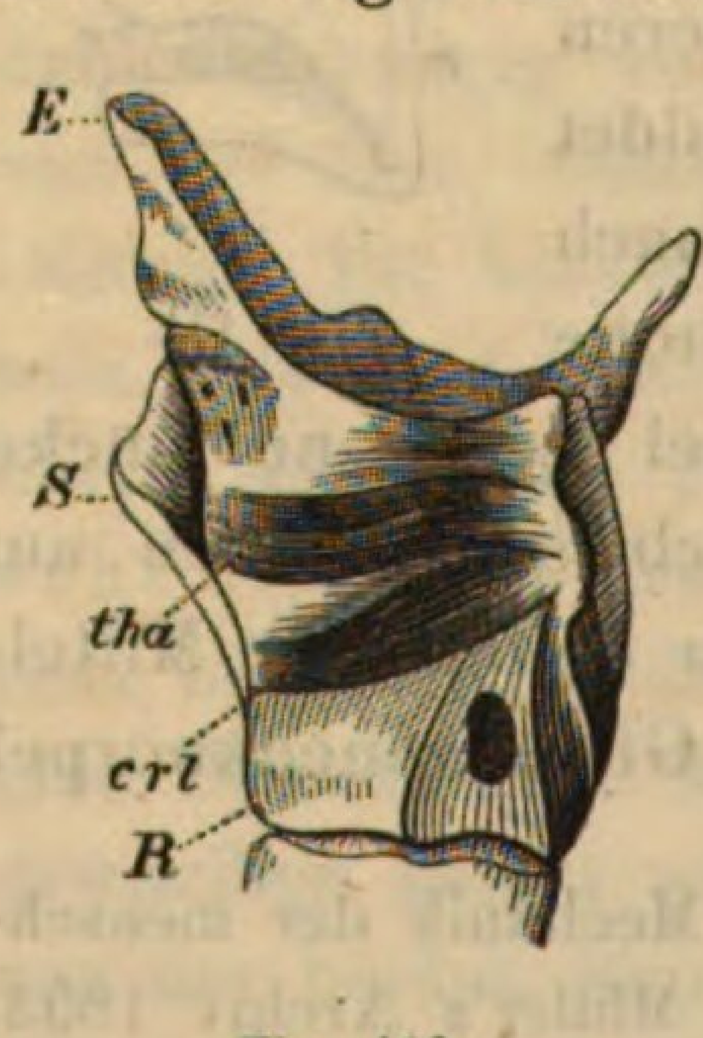


Fig. 132.

an einem senkrechten Durchschnitt des Kehlkopfs, S ist wieder der Schild-, R der Ringknorpel und E der Kehldeckel). Die Verengerung der Stimmritze wird vorzugsweise durch die zwischen den beiden Gieskannenknorpeln ausgespannten Muskeln bewirkt (arytaenoideus transversus und arytaenoidei obliqui, a t und a o Fig. 133), die bei ihrer Zusammenziehung mit den Giesskannenkorpeln die an diesen sich ansetzenden Stimmbänder einander nähern müssen. (Die Fig. 133 zeigt diese Muskeln in einer hinteren Ansicht des Kehlkopfs.) Unterstützt wird ihre Wirkung durch die des oben erwähnten seitlichen Ringgiesskannenmuskels: da nämlich der vordere Ansatzpunkt dieses Muskels der Medianlinie näher liegt als der hintere, so muss er die Stimmritze in ihrem hinteren Theile verengern. Die Erweiterung der Stimmritze geschieht theils durch Erschlaffung der Stimmritzenverengerer theils durch die Zusammenziehung des hintern Schildgiesskannenmuskels (crico-arytaenoideus posticus, c r p, Fig. 133). Der letztere Muskel entspringt von der Platte des Ringknorpels, verläuft convergirend nach oben und setzt sich an dem hintern Fortsatz, dem Muskelfortsatz, der Giesskanne an: er dreht bei seiner Verkürzung den Vocalfortsatz nach aussen und erweitert daher die Stimmritze namentlich in ihrem hintern Theil.

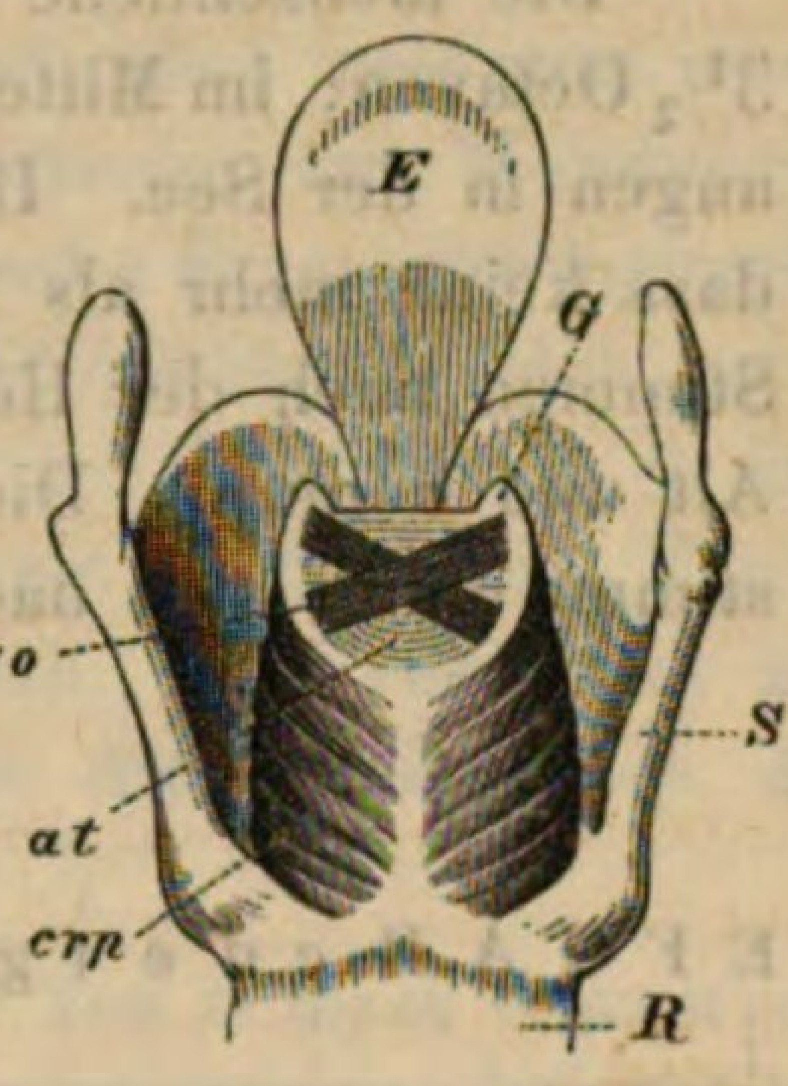


Fig. 133.

Neben diesen Bewegungen der einzelnen Kehlkopfknorpel gegen einander sind für die Stimmbildung auch die Bewegungen des ganzen Kehlkopfs von Bedeutung. Der Kehlkopf kann in die Höhe gehoben oder herabgezogen werden. Ersteres geschieht bei fixirtem Zungenbein durch die Zungenbeinschildknorpelmuskeln oder mit dem Zungenbein durch die Hebemuskeln desselben, letzteres geschieht durch die Brustschildknorpelmuskeln sowie durch die Herabzieher des Zungenbeins.

Indem die oben angeführten Spannmuskeln der Stimmbänder und die Erweiterer oder Verengerer der Stimmritze in ihrer Wirkung sich manchfach combiniren, kann die Stimmritze sehr verschiedene Formen annehmen. Sie ist entweder in ihrer ganzen Länge gleichmässig geschlossen (lineare Form), oder sie ist nach vorn verengt, hinten erweitert (Dreiecksform mit nach hinten gekehrter Basis), oder sie ist in der Mitte am meisten erweitert, hinten und vorn verengert (Rautenform), oder es ist endlich die ganze Stimmritze bis zu den beiden Vocalfortsätzen geschlossen, hinter diesen (zwischen den Giesskannenknorpeln) aber erweitert, man bezeichnet die hintere Oeffnung in diesem Fall als Athmungsritze. Man kann leicht diese verschiedenen Formen der Stimmritze auf die Combination bestimmter Muskelwirkungen zurückführen.

§. 207. Akustische Eigenschaften der menschlichen Stimme. Bedingungen der Stimmbildung.

Die menschliche Stimme bewegt sich innerhalb der Tonhöhen von $3^1/_2$ Octaven; im Mittel hat ihr tiefster Ton 80, ihr höchster 1024 Schwingungen in der Sec. Die Einzelstimmen theilen sich so in diesen Umfang, dass keine mehr als 2 bis $2^1/_2$ Octaven umfasst. Man unterscheidet die Stimmen nach der Höhe der ihnen angehörenden Töne in Bass, Tenor, Alt und Sopran. Diese theilen die gesammte Tonleiter der Menschenstimme unter sich nach folgendem Schema:

Sopran

Alt

E F G A H c d e f g a h c^{I} d^{I} e^{I} f^{I} g^{I} a^{I} h^{I} c^{II} d^{II} e^{II} f^{II} g^{II} a^{II} h^{II} c^{III}

Bass

Tenor

Die menschliche Stimme hat eine eigenthümliche, von begleitenden Obertönen herrührende Klangfärbung. Diese Klangfärbung zeigt namentlich individuelle Verschiedenheiten. Scharfe und helle Stimmen haben eine grössere Anzahl von Obertönen als dumpfe und weiche. Bei der Sprechstimme ist die Klangfarbe weit schärfer als bei der Gesangstimme; zugleich wird bei der ersteren der Klang immer von Geräuschen begleitet, so dass die Tonhöhe schwer zu bestimmen ist. Auch jene Unterschiede, die man als Brust- und als Fistelstimme bezeichnet, beruhen auf Unterschieden der Klangfärbung. Die Stärke der menschlichen Stimme ist eine theils individuell theils nach der Tonhöhe wechselnde; in den tiefen Lagen ist die Stimme immer weniger stark als in den höheren.

Die Obertöne, welche die Klangfarbe der menschlichen Stimme ausmachen, kann ein sehr feines musikalisches Ohr zuweilen unmittelbar aus der Gesangsstimme heraushören. Sicherer bedient man sich zu diesem Zweck der in §. 199 beschriebenen Resonanzröhren. Die Obertöne der menschlichen Stimme sind, wie Helmholtz bemerkt, mit unbewaffnetem Ohr schwieriger zu erkennen als diejenigen musikalischer Instrumente, wahrscheinlich weil wir die Klänge der Stimme mehr als andere immer als ein Ganzes aufzufassen gewohnt sind *).

Die Bedingungen zur Stimmerzeugung liegen in dem eigentlichen Stimmorgan, dem Kehlkopf. Dieser wirkt als ein Zungeninstrument, dem Lunge und Luftröhre als Windkasten, Mund- und Rachenhöhle als Ansatzrohr beigegeben sind. Die Art der Ausspannung der Stimmbänder, von der Mitte aus nach beiden Seiten schräg abfallend, ist, wie sich an künstlichen Zungen nachweisen lässt, für die Tonerzeugung

*) Helmholtz, die Lehre von den Tonempfindungen, Braunschweig 1862.

die günstigste. Von den musikalischen Instrumenten ähnlicher Art, den Zungenpfeifen, unterscheidet sich der Kehlkopf dadurch, dass in ihm die wechselnde Spannung der membranösen Zungen die Höhe des Tons verändert, während diese bei allen Zungenpfeifen durch den mit den schwingenden Zungen verbundenen Luftraum (das Ansatzrohr) bestimmt wird. Die Mundhöhle ist ein zu kurzes und weites Ansatzrohr, ihre Wandungen sind zu nachgiebig, als dass sie in hinreichend starke Eigenschwingungen gerathen könnten, um die Schwingungen der Stimmbänder sich anzupassen; die Form der Mundhöhle bestimmt daher nur, wie wir in §. 208 sehen werden, gewisse Klangfärbungen der Stimme, welche die Eigenthümlichkeit der verschiedenen Vocale ausmachen, und veranlasst gewisse sich beimengende Geräusche, welche für die Consonanten der Sprache charakteristisch sind.

Die Zungenpfeifen zerfallen nach der Art wie der Ton in ihnen erzeugt und die Tonhöhe abgestuft wird in folgende Classen: 1) Instrumente, bei welchen der Ton von der Schwingungsdauer der steifen, metallischen Zunge abhängig, diese aber unveränderlich ist (Orgel, Physharmonica), hier ist für die Erzeugung jedes einzelnen Tons eine andere Zunge nöthig, 2) Instrumente, bei welchen eine aus leichtem elastischen Holze gebildete Zunge ein Geräusch hervorbringt, welches Töne von sehr verschiedener Höhe enthält, deren einer durch das Ansatzrohr verstärkt wird (Holzblaseinstrumente, wie Clarinette, Oboe, Fagott), hier dient dieselbe Zunge für die ganze Notenreihe, verschiedene Tonhöhen werden hauptsächlich durch Veränderung der akustischen Länge des Ansatzrohrs (Oeffnen der Seitenlöcher) hervorgebracht, 3) Instrumente, bei welchen membranöse Zungen, die Lippen, durch Anblasen in Schwingungen versetzt werden, welche sich den Schwingungen der Luftsäule, mit welchen die Zungen in Verbindung stehen, anpassen, wobei übrigens die Form und Spannung der Lippen dafür bestimmend ist, ob der Grundton oder einer der Obertöne des Rohrs anspricht (Blechinstrumente), hier ist gleichfalls der Ton von der Ansatzröhre abhängig, die Veränderung der Zunge gibt nur den Ausschlag, welcher von den Eigentönen dieser Ansatzröhre erklingt, 4) Instrumente, bei welchen membranöse Zungen theils dadurch dass ihre Spannung veränderlich ist, theils dadurch dass ein grösserer oder kleinerer Theil ihrer Länge für sich schwingt, den umgebenden Luftraum in Schwingungen von sehr verschiedener, dem Ton der Zungen genau entsprechender Geschwindigkeit versetzen können. Das einzige Instrument dieser Art ist der Kehlkopf. Sein grosser Vorzug besteht hauptsächlich darin, dass er innerhalb des ihm möglichen Umfangs die feinste Abstufung der Tonhöhen möglich macht, während er zugleich von allen vollkommeneren Zungeninstrumenten bei weitem den geringsten Raum einnimmt *).

Die Erfordernisse für die Bildung von Tönen mittelst des Stimmorgans sind: der Schluss der Stimmritze und die Spannung der unteren Stimmbänder. Ohne einen gewissen Schluss der Stimmritze kann überhaupt kein Ton zu Stande kommen. Die Muskeln, welche diesen Verschluss bewirken, sind der crico-arytaenoideus lateralis, der thyreo-aryt-

*) W. Weber, Poggendorff's Annalen, Bd. 16 u. 17. Helmholtz, a. a. O.

aenoideus und die arytaenoidei proprii (transversus und obliqui). Ziehen sich der crico- und thyreoarytaenoideus zusammen, so wird dadurch der vordere Theil oder die eigentliche Stimmritze geschlossen, während der hinterste, zwischen den Giesskannenknorpeln gelegene Abschnitt, die Athemritze, noch offen bleibt. Es kann hierbei die Stimme immer nur schwach anklingen, da der Luft ein zweiter Ausweg neben der vordern Stimmritze gegeben ist. Einigermassen kann zwar der Verschluss der Athemritze schon durch die thyreoarytaenoidei erfolgen, vollständig geschieht das aber erst durch die Contraction der arytaenoidei proprii, ein starkes Anklingen der Stimme muss daher stets mit der Contraction auch dieser Muskeln verbunden sein.

Die Spannung der Stimmbänder wird namentlich durch die Verschiebung des Schildknorpels gegen die Giesskannenknorpel verändert. Wir haben im vorigen §. gesehen, dass durch die cricothyreoidei der Abstand zwischen den genannten Knorpeln vergrössert, durch die thyreoarytaenoidei verringert wird, jene wirken daher als Anspanner, diese als Abspanner der Stimmbänder. Ausserdem aber spannt der von der Luftröhre aus wirkende Luftstrom die Stimmbänder an, dieser Luftstrom kann, wenn nur die Stimmritze geschlossen ist, auch bei schlaffen Stimmbändern einen Ton erzeugen.

Die Veränderungen der Tonhöhe geschehen theils durch die veränderliche Spannung der Stimmbänder theils dadurch, dass bald das ganze Stimmband bald nur ein grösserer oder kleinerer Abschnitt desselben in Schwingungen geräth. Man kann sich hiervon ebensowohl am lebenden wie am todten Kehlkopf überzeugen. Am lebenden Kehlkopf fühlt man, wenn die Tonhöhe steigt, die vordern Kanten des Schildknorpels und Ringknorpels sich einander annähern, was eine grössere Spannung der Stimmbänder zur Folge haben muss; ausserdem ist zu den höheren Tönen eine grössere Luftspannung in der Trachea erforderlich, wesshalb wir die höchsten Töne nur forte, die tiefsten nur piano zu singen vermögen. Diese grössere Luftspannung muss aber wieder eine grössere Spannung der Stimmbänder veranlassen. Untersucht man mittelst eines Kehlkopfspiegels die Stimmritze, so sieht man, dass bei den tieferen Tönen die ganzen Stimmbänder nebst den Knorpelrändern schwingen, während bei den höheren Tönen die Ränder der Stimmfortsätze sich an einander legen und die Bänder allein schwingen; bei noch höheren Tönen wird zugleich die Stimmritze enger. Diese Beobachtungen werden durch die Versuche am todten Kehlkopf bestätigt. Anspannung der Stimmbänder macht an demselben die Tonhöhe steigen, das nämliche tritt ein, wenn die Stimmbänder verkürzt oder verschmälert werden.

Die angeführten Thatsachen erklären vollständig die Leistungen des menschlichen Stimmorgans. Gespannte elastische Bänder, wie die Stimmbänder sind, müssen, wenn ein Luftstoss sie trifft, nach den nämlichen

Gesetzen wie gespannte Saiten in Schwingungen gerathen. Sie müssen, wenn sie angeblasen werden, ausweichen, bis ihre elastische Spannung der Luftspannung das Gleichgewicht hält, da aber hierbei zugleich die Stimmritze sich etwas öffnet und damit die Luftspannung abnimmt, so kehren die Bänder alsdann sogleich wieder nahezu in ihre frühere Lage zurück, die Stimmritze wird also wieder geschlossen, die Luftspannung steigt nochmals, u. s. f. Man sieht leicht, dass auf diese Weise die Stimmbänder in regelmässige Schwingungen gerathen müssen. Die Zahl der Schwingungen, die sie so in der Zeiteinheit ausführen, ist abhängig von ihrer Länge und von ihrem Spannungsgrad. Es scheint, dass in den tieferen Lagen die Tonhöhe zunächst in der vorhin nach Beobachtungen am lebenden Kehlkopf geschilderten Weise durch allmälige Verkürzung der schwingenden Bänder abgestuft wird, und dass erst in den höheren Lagen dies durch Zunahme der Spannungen bei gleichbleibender Länge geschieht.

Ausser den Formänderungen am Kehlkopf, namentlich an den Stimmbändern, die für die Tonabstufung das Wesentliche sind, beobachtet man auch Lageänderungen des ganzen Kehlkopfs: beim Emporgehen des Tons steigt der Kehlkopf in die Höhe, beim Heruntergehen des Tons sinkt er herab; wahrscheinlich hat dies die Bedeutung, dass einerseits die Mundhöhle als Ansatzrohr beim Emporsteigen des Kehlkopfs verkleinert, anderseits die Wandung der Luftröhre stärker gespannt wird, wodurch sie die Gewalt des Luftstroms weniger hemmt. Die individuellen Differenzen der Menschenstimmen hinsichtlich der Tonhöhen sind von der Grösse des Kehlkopfs abhängig: die kleineren Kehlköpfe haben höhere, die grösseren Kehlköpfe tiefere Stimmen Der Unterschied der Brust- und der Fistelstimme entsteht nach Helmholtz wahrscheinlich dadurch, dass an den Stimmbändern noch viel weiches, unelastisches Gewebe befindlich ist, welches bei der Bruststimme als Belastung die Schwingungen der elastischen Bänder verlangsamt, während bei der Fistelstimme die unter den Bändern gelegenen Schleimhautmassen zur Seite gezogen werden, wodurch das Gewicht des schwingenden Theils vermindert wird.

Zur Untersuchung des Kehlkopfs während der Hervorbringung von Tönen bedient man sich des Kehlkopfspiegels von Garcia (Fig. 134). Derselbe besteht aus dem Metallspiegel m, der in den Pharynx gebracht wird, und aus dem in der Mitte durchbohrten Beleuchtungsspiegel s. Letzterer reflectirt die Strahlen eines möglichst intensiven Lichtes l nach dem Spiegel m, dieser reflectirt sie nach abwärts in den Kehlkopf: von da werden sie theilweise wieder nach m und von m nach s zurückgeworfen, wo sie ein durch die Oeffnung dieses Spiegels blickendes Auge des Beobachters auffasst. Man kann nach dieser Methode unter günstigen Verhältnissen bis zur Theilungsstelle der Luftröhre herabblicken. Bei den tiefsten Tönen stört die Bedeckung durch den Kehldeckel; bei allmäliger Erhöhung des Tons beobachtet man die oben nach Garcia und Czermak geschilderten Erscheinungen. Den Einfluss der Spannung der Stimmbänder hat J. Müller am todten Kehlkopf zu ermitteln gesucht, in-

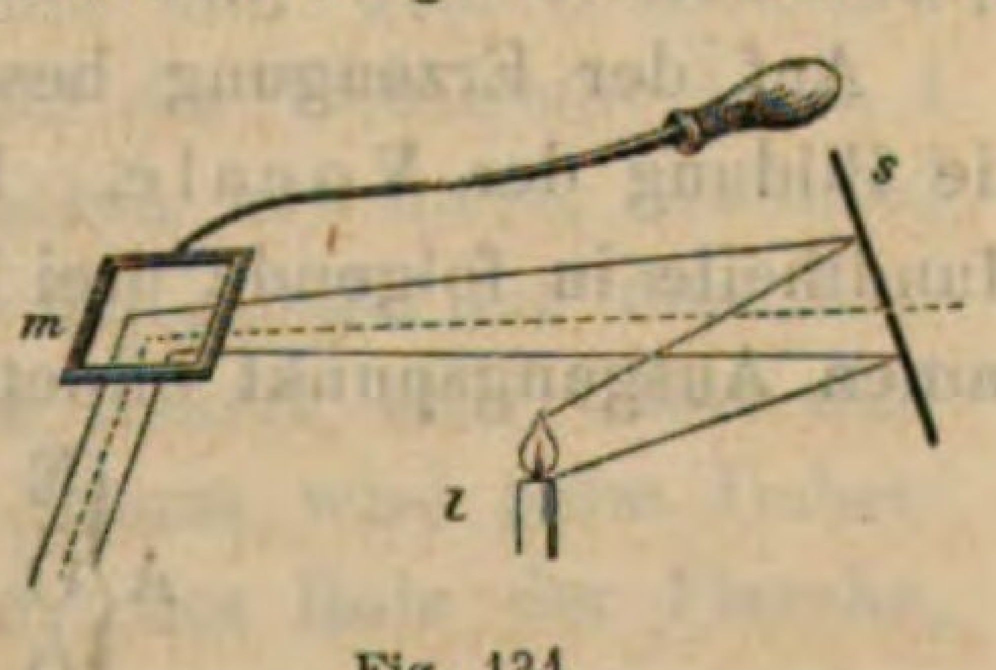


Fig. 134.

dem er die Hinterwand des Kehlkopfs fixirte, die Stimmritze durch Aneinanderpressung der Giesskannenknorpel schloss und dann durch einen auf die Schildknorpel mittelst über eine Rolle laufender Gewichte nach vorn ausgeübten Zug die Stimmbänder in Spannung versetzte. Müller wurde durch diese Versuche zu der Theorie geführt, dass die Veränderung der Tonhöhe ausschliesslich in der Veränderung der Stimmbänder ihre Ursache habe. Dieser Theorie setzten namentlich Masson und Longet eine andere entgegen, wornach der Spannungsgrad der mitklingenden Gebilde für die Tonbildung das wesentliche sei, während den Stimmbändern nur eine ähnliche Function wie den Zungen der Holzblaseinstrumente zukomme. Longet führte dafür an, dass Durchschneidung des Keplkopfs oberhalb der Stimmbänder die Stimmbildung hemme, ein Versuch, der von Andern nicht bestätigt werden konnte. Die Beobachtungen am lebenden Kehlkopf haben endlich zu Gunsten der ohnehin physikalisch besser begründeten Müller'schen Ansicht den Ausschlag gegeben*).

Die Nerven des Stimmorgans sind der obere und untere Kehlkopfnerv. Der erstere ist vorwiegend sensibler Nerv, nur der musc. cricothyreoideus soll aus ihm einen Faden empfangen; der letztere ist ausschliesslich motorisch, er versorgt die sämmtlichen übrigen Kehlkopfmuskeln. Durchschneidung des untern Kehlkopfnerven bewirkt Stimmlosigkeit, ebenso wird diese, wie Bischoff beobachtet und Bernard bestätigt hat, nach Durchschneidung des nerv. accessorius in der Schädelhöhle beobachtet. Bernard vermuthet daher, dass der Accessorius der ausschliessliche Stimmnerv sei**).

§. 208. Bildung der Sprachlaute.

Die Sprachlaute entstehen durch Formveränderungen der Mundhöhle, in Folge deren der in der Mundhöhle erzeugte Schall theils besondere Klangfärbungen animmt theils verschiedenen Geräuschen sich beimengt. Gewöhnlich ist es der durch das Stimmorgan hervorgebrachte Schall, welcher sich mit jenen Klangfärbungen und Geräuschen verbindet, es entsteht auf diese Weise die Lautsprache. Aber auch jedes andere in der Mundhöhle gebildete Geräusch, namentlich das durch blosses Ausstossen der Luft aus der Luftröhre entstehende, kann zu Sprachlauten Veranlassung geben; auf letztere Weise entsteht die Flüstersprache.

Auf der Erzeugung besonderer Klangfärbungen des Schalls beruht die Bildung der Vocale. Die Vocale zerfallen nach der Stellung der Mundtheile in folgende drei Reihen, zu denen der Vocal A den gemeinsamen Ausgangspunkt bildet:

$$A\begin{cases} E \;.\;.\;.\;.\; I \\ Ö \;.\;.\;.\;.\; Ü \\ O \;.\;.\;.\;.\; U \end{cases}$$

*) Müller, Handbuch der Physiologie, Bd. 2. Merkel, Anthropophonik, Leipzig 1857. Longet, traité de physiologie. Czermak, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd 29.

**) Bischoff, de nerv. accessor. Willisii, Darmstadt 1832. Bernard, archives générales de médecine, 1844.

Die Ursache des Vocalklangs liegt in der Resonanz, welche die Mundhöhle bei ihren verschiedenen Stellungen gibt. Bei jeder Stellung ist es namentlich ein Ton, welcher besonders stark resonirt, der charakteristische Ton des Vocals. Am tiefsten liegt dieser beim U, etwas höher beim O und noch höher beim A. Die Vocale Ä, E und I haben zwei charakteristische Töne, einen höheren und einen tieferen Resonanzton. Die höheren Töne setzen die aufsteigende Reihe der Vocale U, O und A fort; die tieferen Töne bilden dagegen eine absteigende Reihe, deren letzter, der zweite Resonanzton des I, ungefähr mit dem Resonanzton des U übereinstimmt. Ebenso haben die Vocale Ö und Ü zwei Resonanztöne, von denen die höheren ungefähr um eine Quarte tiefer liegen als die des E und I, während die tieferen damit übereinstimmen. Die charakteristischen Töne der einzelnen hier aufgeführten Vocale sind nach Helmholtz folgende:

1. Vocale mit einem Resonanzton.

A	O	U
b^{II}	b^{I}	f

2. Vocale mit zwei Resonanztönen.

Ä	E	I
$g^{III}\ d^{II}$	$b^{III}\ f^{I}$	$d^{IV}\ f$

Ö	Ü
$cis^{III}\ f^{I}$	$g^{III}\ f$

Bei den Vocalen A, O, U ist nur ein Resonanzton vorhanden, weil bei ihrer Aussprache die Mundhöhle eine einzige Resonanzröhre ohne verengerte Stellen bildet. Dem A entspricht eine vom Kehlkopf an nach vorn sich gleichmässig erweiternde Trichtergestalt, dem O eine im vordersten Abschnitt sich wieder etwas verengernde und dem U die vorn am meisten verengerte Form der Mundhöhle. Bei der Vocalreihe Ä, E, I dagegen ist der vordere Abschnitt der Mundhöhle erweitert, während eine Verengerung zwischen dem vordern Theil der Zunge und dem harten Gaumen besteht. Die Form der Mundhöhle nähert sich dabei derjenigen einer enghalsigen Flasche; der hintere Raum wird beim Uebergang zum E und I weiter, der vordere Raum, der Hals der Flasche, enger. Es ist klar, dass auf diese Weise zwei Resonanztöne entstehen müssen, ein tieferer herrührend von der Resonanz im hinteren Raum, ein höherer herrührend von der Resonanz im vorderen Raum; die Tonhöhe des ersten muss sinken, die des zweiten steigen beim Uebergang zu E und I, weil dort der Raum weiter, hier enger wird. Aehnlich verhält es sich mit Ö und Ü. Beim Ö haben wir im Innern des Mundes

eine Stellung, die zwischen E und Ä, beim Ü eine solche, die zwischen E und I in der Mitte liegt; ausserdem verengern sich aber auch die Lippen ungefähr wie bei O und bei U. Auch hier ist also die Mundhöhle flaschenähnlich in zwei Räume getrennt, wobei aber der Resonanzton des vordern Abschnitts wegen der grösseren Verlängerung desselben etwas tiefer liegen muss als bei den Vocalen der vorigen Reihe.

Die Vocale hat man früher ähnlich wie die Consonanten als Geräusche aufgefasst. Erst durch die Arbeiten von Donders und namentlich Helmholtz wurde die richtige Theorie begründet. Donders fand, dass bei verschiedenen Vocalen die Mundhöhle auf verschiedene Tonhöhen abgestimmt ist. Davon dass es bloss die Form der Mundhöhle ist, welche den Vocalklang hervorbringt, kann man sich durch einen sehr einfachen Versuch überzeugen: man schlägt, während die Mundhöhle in die Stellung für einen bestimmten Vocal gebracht ist, auf die Zähne, der entstehende Schall hat dann deutlich die Eigenthümlichkeit des Vocalklangs. Helmholtz hat die charakteristischen Resonanztöne für jeden Vocal festgestellt. Es gelang ihm auf Grund dessen künstlich die Vocale hervorzubringen, indem er Stimmgabeln in Schwingungen versetzte, deren Töne durch vorgesetzte Resonanzröhren verstärkt wurden. Werden hierbei die für einen Vocal charakteristischen Obertöne gleichzeitig mit dem Grundton angegeben, so hat der entstehende Klang mit dem betreffenden Vocal eine deutliche Aehnlichkeit*).

Den Uebergang zu den Consonanten bildet das H. Es wird erzeugt, wenn ein Luftstrom durch die weit geöffnete Stimmritze gepresst wird, während die Mundhöhle geöffnet ist und keine einem Vocallaut entsprechende Form annimmt. Erfährt dagegen die Mundhöhle an irgend einer Stelle einen Verschluss, so erzeugt der Luftstrom bei seinem Vorbeiströmen an diesem Verschluss ein Geräusch, das je nach dem Ort und der Art des Verschlusses verschieden ist und darnach die verschiedenen Consonanten hervorbringt. Nach dem Ort, an welchem der Verschluss besteht, lassen sich die sämmtlichen einfachen Consonanten in drei Abtheilungen bringen: Bei der ersten Gruppe bilden die Lippen mit einander oder eine der Zahnreihen mit den Lippen den Verschluss, je nach der Art des Verschlusses und dem Grad der Spannung der Lippen entstehen so die Consonanten P, B, F, V, W, M. Bei der zweiten Gruppe wird der Verschluss durch das Anlegen der Zunge an die Zähne oder den harten Gaumen gebildet; es gehören hierher die Consonanten T, D, S, L, N. Bei der dritten Gruppe endlich, welche die Buchstaben K, G, Ch, J, Ng (das n nasale) umfasst, bildet der hintere Theil der Zunge und des Gaumens den Verschluss. Das R kann zu allen drei Gruppen gezählt werden, es entsteht immer, wenn die Ränder des in der Mundhöhle gebildeten Verschlusses in hörbare Vibrationen gerathen; man unterscheidet darnach ein dreifaches R (ein r labiale, linguale und gutturale).

*) Donders, Archiv für die holländischen Beiträge, Bd. I. Helmholtz, Lehre von den Tonempfindungen.

Ueber die Bildung der einzelnen Consonanten ist Folgendes zu bemerken:

1. Gruppe. p wird durch ein plötzliches Oeffnen der vorher geschlossenen oder ein plötzliches Schliessen der vorher geöffneten Lippen erzeugt, während ein Luftstrom gegen die Mundöffnung dringt. b und w entstehen auf dieselbe Weise, nur nimmt bei ihnen die Spannung der Lippen immer mehr ab. f entsteht durch Anlegen der oberen Schneidezähne an die Unterlippe, v ist ein milderes f.

2. Gruppe. t und d entstehen durch Anstemmen der Zunge gegen Schneidezähne und Gaumen, beim d geschieht dieses Anstemmen minder energisch. Beim s wird die Zunge nicht vollständig an den Gaumen angelegt, sondern es bleibt ein kleiner Spalt, durch welchen die Luft hindurchgetrieben wird. l entsteht, wenn, während die Zunge an den Gaumen angestemmt ist, die Luft seitlich neben den Backzähnen durchstreicht. Beim n wird die Zunge wieder ebenso gestellt, der Luftstrom aber durch die Nase getrieben.

3. Gruppe. k und g entstehen, indem der hintere Theil der Zunge an den Gaumen fester oder loser sich anlegt, während der Luftstrom dagegen dringt. Beim ch bleibt zwischen Zunge und Gaumen eine kleine Oeffnung, durch welche die Luft streicht; j hat dieselbe Stellung bei tönender Stimmritze; das gutturale n (ng) endlich entsteht, wenn in dieser Stellung der Luftstrom durch die Nase getrieben wird *).

IV. Die Functionen der Centralorgane.

§. 209. Aufgabe der Darstellung.

Als Centralorgane im weiteren Sinne bezeichnen wir alle jene Apparate des Nervensystems, in welchen entweder automatische Erregungen oder Uebertragungen der von andern Organen zugeführten Nervenerregungen stattfinden (§. 162). Im engeren Sinne versteht man aber unter den Centralorganen nur diejenigen Apparate, in welchen die automatische Erregung und die Erregungsübertragung den Werth selbständiger Functionen gewinnen, neben denen die mit ihnen verknüpften Leistungen anderer Organe, wie der Sinnesorgane, Muskeln, bloss als äussere Hülfsmittel erscheinen. Solche selbständige Functionen sind ausschliesslich geknüpft an das Cerebrospinalorgan, Rückenmark, verlängertes Mark und Gehirn. Hier fällt uns nur die Aufgabe zu, die Functionen letzterer Art eingehender zu betrachten. Die Betheiligung der Centralorgane an den Ernährungsvorgängen werden wir, ebenso wie die Functionen des Sympathicus, nur in ihrem allgemeinen Zusammenhang erörtern, indem wir rücksichtlich des Einzelnen auf die früheren Abschnitte dieses Werkes verweisen. Ferner werden wir, mit ähnlicher Beschränkung wie in der Physiologie der Sinnesorgane, die

*) Brücke, Wiener Sitzungsberichte, 1849. Derselbe, Grundzüge der Physiologie der Sprachlaute, Wien 1856.

Leistungen der Centralorgane nur insoweit abhandeln, als sie auf physische Functionen von Einfluss oder als physische Hülfsmittel der geistigen Vorgänge von Bedeutung sind, während die Erörterung der psychischen Processe selbst der Psychologie überlassen bleibt.

§. 210. Bau der Centralorgane.

Den wesentlichen Bestandtheil aller Centralorgane bilden die Nervenzellen (s. §. 156). In dem Cerebrospinalorgan nehmen ausserdem die Nervenfasern eine von den peripherischen Nervenfasern abweichende Beschaffenheit an, indem sie durchweg der besonderen Hülle, der Primitivscheide, zu entbehren scheinen und daher durch Druck oder Zug leicht zerreissen oder varicös werden. Im übrigen finden sich auch hier breite und schmale, markhaltige und marklose Fasern wie in den peripherischen Organen. Nervenzellen und Nervenfasern sind eingebettet in ein weiches Bindegewebe, in welchem auch die Blutgefässe verlaufen. Die Nervenzellen finden sich stets zu grösseren Gruppen vereinigt, sie bilden so, untermischt mit Nervenfasern, Bindegewebe und Blutgefässen, die graue Substanz der Centralorgane. Diejenigen Theile der letztern, die bloss Nervenfasern als nervöse Elemente enthalten und auch an Bindegewebe und Blutgefässen ärmer sind, bilden dagegen die weisse Substanz. Für die Aufhellung des Zusammenhangs zwischen Structur und Function wäre nun zunächst erforderlich, den Verlauf der Nervenfasern, ihre Verknüpfung mit den Nervenzellen und den Zusammenhang der letzteren unter einander zu kennen. Die Lösung dieser Aufgabe ist aber kaum erst in Angriff genommen. Eine Erörterung der als physiologisch bedeutsam erkannten Structurverhältnisse des Centralorgans lässt sich daher bis jetzt noch auf wenige Bemerkungen beschränken.

1) Rückenmark. In der ganzen Länge dieses strangförmigen Organes sind die nervösen Elemente anscheinend mit grosser Gleichmässigkeit angeordnet. Die weisse Substanz besteht vorwiegend aus longitudinal verlaufenden Nervenfasern, welche in die Vorder-, Seiten- und Hinterstränge zusammengefasst sind. Unter ihnen führen die letzteren schmälere, die beiden ersteren durchweg breitere Fasern. Diese Längsfasern sind, namentlich in den Vorder- und Hintersträngen, von quer- und schrägverlaufenden Faserbündeln durchzogen, welche jedenfalls zum grossen Theil unmittelbar aus den Nervenwurzeln stammen und gegen die graue Substanz hin verlaufen. Zusammenhängende Querfaserzüge, die übrigens reichlich mit Bindegewebsbündeln untermengt sind, bilden endlich die vordere oder weisse und die hintere oder graue Quercommissur, von denen die erstere aus breiteren, die letztere aus schmäleren Fasern besteht. Die Nervenfasern der vordern Commissur scheinen auf der einen Seite aus der grauen Substanz hervorzugehen und auf der andern Seite in die Längsfaserzüge der Vorderstränge überzutreten, so

dass durch diese Commissur, da die vordern Nervenwurzeln direct in die graue Substanz derselben Seite treten, eine theilweise Kreuzung der Vorderstränge, jedoch mit Zwischenschiebung grauer Substanz, stattfindet. Dagegen scheint die hintere Commissur hauptsächlich die beiden hintern Hörner der grauen Substanz mit einander zu verbinden; ein Theil der Querfasern legt sich aber auch hier an die Hinterstränge an und geht wahrscheinlich schliesslich in dieselben über. Die graue Substanz unterscheidet sich in den Vorder- und Hinterhörnern wesentlich durch die Zahl und Grösse ihrer Nervenzellen. Diese, die im Allgemeinen die in Fig. 58 S. 420 dargestellte Beschaffenheit zeigen, sind in den Vorderhörnern zahlreicher und grösser, in den Hinterhörnern spärlicher und kleiner, oft schwer von den Bindegewebszellen, mit denen sie untermengt sind, zu unterscheiden. Ausser eigentlichen Nervenfasern und Bindegewebe geht sodann in die Bildung der grauen Substanz ein Netz äusserst feiner Fasern ein, welches theils aus den Protoplasmafortsätzen der Nervenzellen theils aus den hintern Wurzeln nach wiederholten Theilungen ihrer Nervenröhren entspringt; aus diesem Netz gehen stärkere Nervenfasern hervor, welche in die Stränge der weissen Substanz eintreten (Gerlach); directer geht der Axenfortsatz der Nervenzellen der vordern Hörner in eine Nervenfaser über (Deiters), diese tritt dann nach Gerlach in die Bahnen der vordern Nervenwurzeln ein. Unmittelbare Anastomosen einzelner Nervenzellen mittelst ihrer Fortsätze sind nur in verhältnissmässig seltenen Fällen gesehen worden; ebenso konnte eine directe Verbindung der vordern Wurzeln mit den Hinterhörnern oder der hintern Wurzeln mit den Vorderhörnern der grauen Substanz nicht nachgewiesen werden. In den Seitensträngen laufen, wie man vermuthet, Fasern, die grossen Theils aus den Vorderhörnern, zum Theil aber auch aus den Hinterhörnern hervorkommen. Im Ganzen lassen sich hiernach bezüglich der Structur des Rückenmarks folgende Sätze als erwiesen oder als in hohem Grade wahrscheinlich betrachten: 1) sowohl die vordern wie die hintern Wurzeln treten zunächst in die graue Substanz ein und stehen nur durch diese mit den Vorder- oder Hintersträngen (bez. Seitensträngen) in Verbindung; 2) die vordern Wurzeln sind zum Theil mit der grauen Substanz der entgegengesetzten Seite verknüpft (Kreuzung der Vorderstränge), der Verlauf der hintern Wurzeln ist erst unvollständig erforscht, eine Kreuzung derselben scheint nicht oder nur in sehr geringem Maass stattzufinden; 3) die vordern Wurzeln scheinen direct nur mit den Vorderhörnern, die hintern Wurzeln direct nur mit den Hinterhörnern der grauen Substanz in Verbindung zu treten; 4) dagegen finden innerhalb der grauen Substanz selbst wahrscheinlich Verknüpfungen der Nervenzellen nach verschiedenen Richtungen statt, ohne dass jedoch solche bis jetzt direct nachgewiesen wären.

2) Verlängertes Mark. Das verlängerte Mark ist wesentlich ein

Verknüpfungsorgan für die Faserstränge, die einerseits vom Rückenmark, anderseits vom Gehirn herkommen, und von denen ein grosser Theil in den grauen Massen des verlängerten Marks eine Durchgangsstation hat, in der zugleich eine Massenvermehrung namentlich der centripetal leitenden Fasern stattfindet. Die ganze Veränderung des verlängerten Marks gegenüber dem Rückenmark lässt sich im Wesentlichen auf dieses Verhältniss zurückführen. Durch die neu auftretenden Fasersysteme werden nämlich die Rückenmarksstränge aus ihrer Lage verdrängt: so werden die Vorderstränge durch die Pyramiden zur Seite geschoben, die Longitudinalfasern der Seitenstränge werden durch quer und schräg verlaufende Faserzüge eines mit Nervenzellen untermischten Bindegewebes, der formatio reticularis, maschenartig unterbrochen, die Hinterstränge endlich, die sich als funiculus gracilis und cuneatus fortsetzen, werden durch den zu Tage tretenden Centralcanal, die Rautengrube, auseinander gedrängt. Die graue Substanz wird ihrerseits, soweit sie als eine Fortsetzung der Rückenmarkshörner erscheint, durch die Bündel der weissen Stränge zerklüftet und gibt dadurch, namentlich innerhalb der Vorderstränge, zur Bildung der genannten formatio reticularis Veranlassung. Diese steht dann gegen die Peripherie des Markes hin mit zusammenhängenderen Massen grauer Substanz, den N e r v e n k e r n e n, in Verbindung, welche als die nächsten Ursprungsstätten der vom verlängerten Mark abtretenden Nervenwurzeln erscheinen. Diese Nervenkerne bilden drei Systeme, von denen eines den vordern, eines den hintern Rückenmarkshörnern entspricht, während das dritte, zwischen den vorigen liegend, hier neu auftritt. Dieses laterale System (das übrigens schon in dem im oberen Theil des Rückenmarks auftretenden s. g. seitlichen Nebenhorn vorgebildet ist) enthält sensible und motorische Fasern: es entspringen aus ihm Accessorius, Vagus, Glossopharyngeus, Facialis, Acusticus und vordere Trigeminuswurzel, dagegen enthält das vordere System nur motorische, das hintere nur sensible Fasern: aus jenem treten neben dem Hypoglossus die Nerven für die Augenbewegungen, aus diesem die sensible Wurzel des Trigeminus hervor. Neben den genannten den Rückenmarkshörnern analogen Bildungen grauer Substanz treten aber im verlängerten Mark selbständige Anhäufungen der letzteren auf, in welchen auf der einen Seite die Fasern der Rückenmarksstränge endigen und auf der andern Seite neue Systeme longitudinaler Fasern entstehen, welche das verlängerte Mark theils direct mit dem grossen theils zunächst mit dem kleinen Gehirn in Verbindung setzen. Diese eigenthümlichen Nervenkerne des verlängerten Marks sind: die Oliven mit den Nebenoliven, die oberen Oliven, der in den Seitensträngen liegende D e i t e r s'sche Kern, die Ganglia postpyramidalia (C l a r k e) in den hintern Strängen und die grauen Massen der Varolsbrücke. Dagegen besteht der s. g. Pyramidenkern nach D e i t e r s nur aus einem grau gefärbten Bindegewebe. Die aus einigen dieser grauen Kerne, namentlich den Oliven und dem

Deiters'schen Kern, abtretenden Fasern verlaufen bogenförmig und vielfach gekreuzt, sie bilden so die Gürtelschichte, das stratum zonale Arnoldi, dessen Fasern die crura cerebelli ad medullam oblongatam zusammensetzen. Andere Fasern, welche in den genannten Nervenkernen entspringen, scheinen direct, mit Umgehung des kleinen Gehirns, in das grosse Gehirn überzutreten. Ein weiteres System unmittelbar zum Gehirn verlaufender Fasern führen die Pyramiden, deren Bündel, nachdem sie theils aus der grauen Substanz der Formatio reticularis theils aus den Seiten- und Hintersträngen (nach Einigen auch zum Theil aus den Vordersträngen) hervorgetreten sind, sich kreuzen und dann, ohne mit irgend einer weiteren grauen Masse in Verbindung zu treten, direct zum grossen Gehirn hin gehen.

3) Kleines Gehirn. Dieses Organ ist nach Deiters' Auffassung gewissermassen als eine Nebenleitung zu betrachten, die bestimmte Massen der medulla oblongata mit dem grossen Gehirn verbindet, wobei zugleich in diese Nebenleitung Anhäufungen grauer Substanz von offenbar ziemlich complicirter Anordnung eingeschaltet sind. Die von unten zugeführten Fasern dieses Zwischenorgans bilden die crura cerebelli ad medullam oblongatam, die aus der Gürtelschichte, mittelbar also aus den Oliven, hervorkommen. Zwei andere Fasersysteme werden in den crura cerebelli ad pontem und ad corpora quadrigemina theils zum grossen Gehirn übergeführt, theils wahrscheinlich mit Ursprungspunkten von Hirnnerven (Acusticus, Opticus, Augenmuskelnerven) in Verbindung gesetzt. Die graue Masse, die im Cerebellum diesen Fasersystemen interpolirt ist, erscheint in der Gestalt des gezahnten Kerns und der Rindenschichte. In beiden befinden sich ansehnliche Nervenzellen mit Ausläufern; in der Rindenschichte liegt unter der Lage der Nervenzellen ein von feinen Fortsätzen und Körnern (wahrscheinlich Bindegewebskörnern) durchsetztes Stratum rostbrauner Substanz.

4) Grosses Gehirn. Dieses Organ umschliesst zunächst einige Gebilde, die noch, analog dem verlängerten Mark und Kleinhirn, Durchgangsstationen der Nervenröhren mit zwischengeschobener grauer Masse zu sein scheinen: es sind dies die sogenannten Grosshirnganglien. Auch sie weichen aber von den vorangegangenen Centralgebilden darin ab, dass in ihnen die in den Hirnstielen zugeführten Fasern über die aus ihnen in die Hemisphären eintretenden Fasern überwiegen, namentlich in den Streifenhügeln tritt das die letztere Verknüpfung vermittelnde Faserbündel weit an Masse zurück. Während also im verlängerten Mark die Zunahme der weissen Substanz nach oben hin erfolgte, stellt sie hier sich nach unten hin ein. Auch hier sind übrigens die in den Grosshirnganglien eingelagerten grauen Kerne ohne Zweifel als die Verknüpfungspunkte der nach entgegengesetzten Richtungen verlaufenden Fasern anzusehen. Ausser den zu den niedrigeren Centralorganen und den Hemisphären abgehenden Fasern empfangen die Gehirnganglien dann

noch direct die Fasern des Nervus opticus, die theils schon im Kniehöcker theils in den Vier- und Sehhügeln mit Anhäufungen von Nervenzellen in Verbindung stehen, so dass also diese Gehirnganglien die Verknüpfungspunkte mindestens für drei verschiedene Leitungsbahnen darstellen. Ueber den Hirnhügeln sind die Grosshirnhemisphären gelagert, deren weisse Substanz zarte Nervenröhren führt, welche radienartig von den Hirnhügeln gegen die Hirnoberfläche ausstrahlen. An Masse überwiegt dieses Fasersystem weit die direct aus den Gehirnganglien in dasselbe eintretenden Fasern. Dasselbe muss also wohl durch selbständige Fasern verstärkt sein, welche wahrscheinlich die einzelnen Provinzen der Grosshirnhemisphären mit einander in Verbindung setzen. Grössere Anhäufungen solcher verknüpfender Faserzüge bilden das Gewölbe und die Quercommissuren der beiden Hirnhälften, nämlich den Balken, die vordere und hintere Commissur. Wahrscheinlich findet das ganze Fasersystem der Grosshirnhemisphären seine Verknüpfung in der grauen Substanz der Rinde. Die letztere führt in ihren Schichten, deren man fünf bis sieben unterscheiden kann, zahllose Nervenzellen, eingebettet in eine körnige Bindesubstanz und unterbrochen von feinsten Nervenfasern, die theils in radiärer Richtung theils parallel der Oberfläche verlaufen. Die radiären Fasern bilden ohne Zweifel die letzte Ausstrahlung der Hirnstiele und des selbständigen Fasersystems der Hemisphären unmittelbar vor ihrer Einsenkung in Nervenzellen, während das Querfasersystem die Verbindung der Nervenzellen unter einander vermitteln mag.

Für die Organisation der gesammten Gehirnmasse vom verlängerten Mark an ergibt sich nach der obigen Darstellung im Wesentlichen folgendes Schema: Das verlängerte Mark entspricht noch fast vollständig dem Rückenmark, wie dieses enthält es eine centrale Anhäufung grauer Substanz, welche die unmittelbaren Ursprungspunkte für ein- und abtretende Nerven enthält. Ausserdem ist aber das verlängerte Mark nicht bloss wie die unter ihm liegenden Rückenmarkstheile unmittelbares Durchgangsorgan für die centripetalen und centrifugalen Nervenstränge, sondern es wird in ihm ein grosser Theil der Rückenmarksfaserstränge durch Massen von Nervenzellen unterbrochen, von welchen aus die nach dem Gehirn ausstrahlenden Fasern in neue Systeme geordnet theils direct zum grossen Gehirn übertreten theils den Umweg über das kleine Gehirn nehmen, welches ähnliche Knotenpunkte verknüpfender Zellen für ein- und austretende Fasern enthält. Nach dem ähnlichen Typus scheinen ferner die Grosshirnganglien gebildet zu sein, und einigermassen lässt sich sogar die Bildung der Grosshirnhemisphären auf denselben zurückführen, denn selbst in der Rinde des Grosshirns scheint die einzelne Nervenzelle nicht sowohl ein definitives Ursprungs- oder Endorgan als ein Verknüpfungsorgan zu- und abtretender Fasern zu sein, so dass schliesslich ein Netz anastomosirender Nervenzellen als die letzte Station erscheint, in der die verschiedenen Fasersysteme nach Zurück-

legung ihrer verschiedenen Durchgangsstationen endigen, um endlich mehr oder weniger nahe noch sämmtlich mit einander verknüpft zu werden. Mit der in diesem Structurschema sich ausdrückenden constanten Beziehung der Nervenzelle zu den von ihr verknüpften Nervenfasern hängt der in §. 156 (Fig. 58) geschilderte Bau der centralen Nervenzelle innig zusammen. In den tieferen Centralorganen, namentlich im Rückenmark und verlängerten Mark, findet man, wie zuerst Deiters hervorhob, dass stets der im Kern endigende Axenfortsatz das Ende einer zutretenden peripherischen Nervenfaser darstellt, während aus den zahlreichen Protoplasmafortsätzen diejenigen Fasern entstehen, die nach den höheren Theilen des Centralorgans ihren Weg nehmen. Hieraus erklärt sich sowohl die Massenvermehrung wie die Verfeinerung der Fasern, welche die Fasersysteme in der Regel beim Durchtreten durch die verschiedenen Durchgangsstationen grauer Substanz in der Richtung von unten nach oben erfahren. Ob übrigens diese für die tieferen Centraltheile nachgewiesene und sichtlich bedeutungsvolle Structur der Nervenzelle auch für das grosse Gehirn überall zutrifft, ist noch ungewiss. Namentlich scheint es fraglich, ob die Nervenzellen der Hirnrinde nach dem nämlichen Typus gebaut sind, oder ob nicht bei ihnen, wofür die vorliegenden Darstellungen eher sprechen, die verschiedenen Fortsätze einer und derselben Zelle eine mehr gleichartige Beschaffenheit besitzen.

Unsere Kenntniss der Structur der Centralorgane hat noch nicht einmal für das Rückenmark einen gewissen Abschluss gefunden. Von verschiedenen Anatomen wurden zwar früher sehr bestimmte Structurschemata dieses Organs aufgestellt, die aber fast durchweg auf Hypothesen beruhen, indem Viele, wie namentlich R. Wagner und Schröder v. d. Kolk, wesentlich auf physiologische Erfahrungen ihre anatomischen Schlüsse bauten. Letzteres war um so bedenklicher, als dabei Voraussetzungen über die Leistungen der weissen Stränge, der grauen Substanz u. s. w. gemacht wurden, die selbst nur durch eine Vergleichung der physiologischen mit den anatomischen Thatsachen zu prüfen waren. Dagegen hat Deiters, dem wir oben hauptsächlich gefolgt sind, die anatomische Untersuchung wieder auf ihre richtige Bahn zurückgelenkt, indem er bei seinen leider unvollendet gebliebenen Arbeiten zunächst von morphologischen Principien ausging, einerseits nämlich von dem doppelten Nervensystem der centralen Ganglienzelle, anderseits von jener typischen Analogie der verschiedenen Centralorgane, welche schon früher hauptsächlich F. Meckel und F. Arnold der Structurlehre der Centralorgane zu Grund gelegt hatten. Von letzterem Gesichtspunkte aus sind namentlich die verwickelten Verhältnisse des verlängerten Marks dem Verständisse näher gebracht worden. Für das kleine Gehirn lässt sich der Faserverlauf im Allgemeinen schon aus den gröberen Structurverhältnissen erschliessen, für das grosse Gehirn dagegen ist derselbe, bei der eminenten Verwicklung seines Baues, noch wenig aufgeklärt. Die mikroskopische Erforschung hat bei diesen höheren Theilen des Centralorgans bis jetzt hauptsächlich und mit verhältnissmässig grösserem Erfolg der Erforschung der Hirnrinde sich zugewandt, in Bezug auf welche wir den ausdauernden Arbeiten von Kölliker, Gerlach, Meynert u. A. manche bedeutungsvollen Aufschlüsse verdanken. Hinsichtlich der sehr wichtigen

Ursprungsverhältnisse der Hirnnerven beschränken wir uns auf das oben gelegentlich Bemerkte, da die tiefere Erforschung dieses Problems noch zu sehr in ihren Anfängen begriffen ist, um sichere physiologische Anhaltspunkte bieten zu können *).

§. 211. Functionen des Rückenmarks.

Das Rückenmark leitet die an der Peripherie des Körpers stattfindenden Empfindungseindrücke nach dem Gehirn und die im Gehirn stattfindenden Impulse des Willens zu den willkürlichen Muskeln des Rumpfes und der Extremitäten; es überträgt ferner innerhalb seiner Substanz die Erregungen auf andere Fasern und bewirkt so Mitempfindungen, Mitbewegungen und Reflexbewegungen; in beschränkterem Maasse endlich vermag dieses Centralorgan anscheinend zweckmässige und bis zu einem gewissen Grade selbständige Bewegungen hervorzurufen. Wir haben hiernach das Rückenmark zu betrachten 1) als Leitungsorgan, 2) als Uebertragungsorgan und 3) als selbständiges Centralorgan.

1) Leitung im Rückenmark. Die sensibeln und motorischen Fasern der gemischten Rückenmarksnerven trennen sich da wo diese Nerven unmittelbar nach ihrem Eintritt in den Wirbelcanal in eine hintere und vordere Wurzel sich spalten: in der hintern Wurzel treten ausschliesslich die sensibeln, in der vordern die motorischen Fasern in das Rückenmark ein. Reizung der hintern Wurzeln bewirkt daher Empfindung in den von ihnen versorgten Hauttheilen, Reizung der vordern Wurzeln Bewegungen der zugehörigen Muskeln; Durchschneidung der hintern Wurzeln hebt die Sensibilität, Durchschneidung der vordern Wurzeln die Motilität in den betreffenden Theilen auf. Dieses Gesetz wird nach seinem Entdecker als das Bell'sche Gesetz bezeichnet.

a) Leitung der Empfindungseindrücke. Die weitere Leitung der Empfindungseindrücke scheint so von statten zu gehen, dass die hintern Wurzelfasern nach ihrem Eintritt in die Hinterstränge alsbald in die graue Substanz übergehen, und dass dann aus dieser centripetal verlaufende Fasern hervorkommen, welche in den Hintersträngen (vielleicht theilweise auch in den Seitensträngen) nach oben verlaufen. Diese Art der Leitung wird dadurch erwiesen, dass Durchschneidung der Hinterstränge die Empfindung der unterhalb gelegenen Theile nicht aufhebt, und dass die Empfindung überhaupt so lange erhalten bleibt, als eine Leitungsbrücke grauer Substanz gegeben ist, während sie verloren geht, wenn das ganze Mark mit Ausnahme der Vorderstränge durchschnitten wird. Blosse Durchschneidung eines oder beider Hinterstränge erzeugt

*) Ueber die wichtigere Literatur zur Anatomie der Centralorgane vergl. Kölliker's Handbuch der Gewebelehre 5. Aufl.

sogar, wahrscheinlich in Folge des an der Durchschnittsstelle gesetzten Entzündungsreizes, eine Hyperästhesie, welche sich, wenn die Durchschneidung nur auf einer Seite stattfand, auf die gleiche Seite beschränkt. Die Leitung in den Hintersträngen und in der grauen Substanz unterscheiden sich dadurch, dass jene dem Gesetz der isolirten Leitung folgt, während diese nach allen Richtungen und durch jeden Theil der grauen Masse stattfindet; dagegen stimmen beide Leitungssubstanzen darin überein, dass sie bei directer Reizung selbst nicht empfindlich sind: man bezeichnet sie desshalb zur Unterscheidung von der sensibeln Substanz der peripherischen Nervenfasern nach Schiff als ästhesodische Substanzen; nur die unmittelbaren Fortsetzungen der sensibeln Nervenwurzeln vor ihrem Eintritt in die graue Substanz sind sensibel. Die aus der grauen Substanz hervorkommenden ästhesodischen Fasern ziehen auf derselben Seite nach oben, auf welcher die ihnen entsprechenden sensibeln Fasern in das Mark eingetreten sind, eine Kreuzung dieser Faserzüge findet nicht statt. Ist das Rückenmark intact, so geschieht die Leitung auch vorzugsweise nur in dieser Bahn; sobald dagegen die Leitung auf der letzteren unterbrochen ist, scheint die Erregung mehr als gewöhnlich Nebenleitungen in Anspruch zu nehmen; immerhin sind aber dann stärkere Reize zur Erzeugung von Empfindungen erforderlich, als wenn die Hinterstränge erhalten sind. Jene Beschränkung auf eine Normalbahn lässt sich im Allgemeinen schon aus dem Vermögen der Localisation der Empfindungseindrücke folgern; auch ist die abnorme Leitung nach Sanders mit Störungen der Localisation verknüpft.

b) Leitung der Bewegungsimpulse. Für diese gilt im Wesentlichen das in Bezug auf die Leitung der Empfindungseindrücke Gesagte. Die Fasern der motorischen Wurzeln treten nach Durchsetzung der Vorderstränge in die graue Substanz ein, und aus dieser kommen Fasern hervor, welche sodann innerhalb der Vorderstränge und auch in den Seitensträngen in longitudinaler Richtung nach dem Gehirn ziehen. Auch die Bewegungsimpulse leitet die graue Substanz nach jeder Richtung, bringt dabei aber selbst, ebenso die aus ihr hervorgehenden Longitudinalfasern der Vorderstränge, auf directe Reize keine Bewegungen hervor: beide Substanzen sind kinesodisch, nicht motorisch (Schiff). Man erschliesst diese Thatsachen aus Durchschneidungs- und Reizungsversuchen, die hier analoge Resultate ergeben, wie wir sie in Bezug auf die Empfindungsleitung geschildert haben. Sogar eine der Hyperästhesie analoge Neigung zu Convulsionen (Hyperkinesie) hat Brown-Séquard nach der Durchschneidung der Vorderstränge beobachtet.

Die Physiologie der Leitungswege im Rückenmark beginnt mit dem von Carl Bell aufgestellten Satz, dass die sensibeln Fasern durch die hinteren, die motorischen Fasern durch die vordern Wurzeln in das Mark eintreten, ein Satz, welcher durch die Versuche von Magendie, J. Müller und Panizza über die

Erfolge der Durchschneidung und Reizung der Rückenmarkswurzeln zum Gesetz erhoben wurde. Später fand Magendie, dass in geringem Grad auch die vordern Wurzeln auf Reize empfindlich sind, was Bernard und Schiff bestätigten und durch die Annahme rückläufiger Fasern erklärten, welche, nachdem sie in den hintern Wurzeln ausgetreten, sich zu den vordern begeben sollen. Dieses Verhalten wird nach Schiff durch die Thatsache bestätigt, dass nach Durchschneidung der hintern Wurzeln auch einzelne Fasern der vordern degeneriren. Zweifelhaft ist noch die Frage, ob die Bewegungsempfindungen (§. 177) durch die vordern oder durch die hintern Wurzeln geleitet werden. Wenn jedoch, wie wir annehmen mussten, die Bewegungsempfindungen nur Empfindungen der Intensität des stattgefundenen Impulses sind, so bedürfen dieselben wahrscheinlich keiner peripherischen Nervenfasern zu ihrer Leitung, sondern sie werden in den impulsgebenden Organen selber stattfinden. Hierfür spricht überdies die zuerst von W. Arnold gemachte Beobachtung, dass bei Fröschen, denen man die Haut abzieht und die hintern Wurzeln durchschneidet, offenbar das Muskelgefühl erhalten bleibt, da sie vollkommen normal ihre Bewegungen ausführen *).

Nachdem festgestellt war, dass die sensibeln und motorischen Fasern getrennt in das Mark eintreten, lag die Vermuthung nahe, dass sie in diesem auf ähnliche Weise getrennt verlaufen, und dass demnach die Hinterstränge die sensibeln, die Vorderstränge die motorischen Fasern enthalten. In der That erklärte Longet, dass diese Vermuthung experimentell sich bestätige: Reizung der Vorderstränge bewirkt nach ihm Bewegung, Reizung der Hinterstränge Empfindung. Als aber später van Deen, Stilling, Eigenbrodt u. A. den Reizungsversuchen Durchschneidungsversuche der einzelnen Theile des Rückenmarks substituirten, fingen an sich Zweifel an Longet's Resultaten zu regen. Zunächst schien aus diesen Versuchen hervorzugehen, dass schon im Rückenmark eine Kreuzung der sensibeln Fasern stattfinde; sehr bestimmt wurde dieselbe in jüngster Zeit von Brown-Séquard behauptet; Stilling und neuerdings noch Vulpian nahmen sogar eine theilweise Kreuzung auch für die motorischen Fasern an, was jedoch die Mehrzahl der Beobachter nicht bestätigen konnte, während allerdings, wie schon Kölliker hervorhob, das Verhalten der vordern Commissur (§ 210) einer solchen Kreuzung das Wort reden würde. Bei der Annahme einer Kreuzung der sensibeln Leitungsbahnen stützte man sich hauptsächlich auf den von Brown-Séquard angegebenen Versuch der Durchschneidung einer Markhälfte, nach welchem regelmässig Hyperästhesie auf der Seite der Durchschneidung und geminderte Sensibilität auf der entgegengesetzten Seite beobachtet werden sollen. Dieser Versuch wurde jedoch hinsichtlich der Anästhesie auf der entgegengesetzten Seite von Chauveau, v. Bezold und namentlich von Schiff bestritten, welch' Letzterer hervorhob, dass bei vorsichtiger Ausführung des Versuchs nie Anästhesie entstehe. Durch die Entdeckung von Schiff, dass die graue Substanz nach allen Richtungen leite sowie durch die schon von van Deen festgestellte Thatsache, dass die Vorder- und Hinterstränge auf directe Reize nicht erregt werden, hat endlich die Physiologie des Rückenmarks eine wesentlich neue Gestalt gewonnen. Mehrere der von Schiff ermittelten Thatsachen sind ziemlich gleichzeitig und unabhängig durch Brown-Séquard gefunden worden, welcher zudem die Hyperästhesie und Hyperkinesie nach der Durchschneidung der vordern und bezieh-

*) J, W. Arnold, über die Verrichtungen der Wurzeln der Rückenmarksnerven, Heidelberg 1844.

ungsweise der hintern Rückenmarksstränge auffand. Unter diesen Thatsachen wurde aber namentlich die Unerregbarkeit der weissen Rückenmarksstränge angefochten. So behauptet Vulpian, durch starke mechanische Eingriffe seien sowohl die Vorder- wie die Hinterstränge reizbar, und ebenso sah Engelken auf elektrische Reizung der Vorder- und Hinterstränge Zuckungen eintreten. Dagegen hob zuerst Chauveau hervor, dass diese Zuckungen durchaus den Charakter der Reflexbewegungen an sich tragen; dasselbe hat S. Mayer gegen Engelken geltend gemacht. Eine weitere Streitfrage erhob sich in Bezug auf die Qualität der von den Hintersträngen und der grauen Substanz geleiteten Empfindungseindrücke. Schiff hatte beobachtet, dass nach Durchschneidung der grauen Substanz nur noch Berührungsempfindungen, nach Durchschneidung der Hinterstränge dagegen nur noch Schmerzempfindungen geleitet wurden: er nahm daher an, die Schmerzeindrücke pflanzten sich durch die graue Substanz, die Tasteindrücke durch die Hinterstränge fort. Eine noch grössere Zahl differenter Leitungsbahnen hat neuerlich, auf pathologische Symptome gestützt, Brown-Séquard unterschieden; für Tast-, Kitzel-, Schmerz- und Temperatureindrücke existiren nach ihm besondere Bahnen, deren Lage er jedoch unbestimmt lässt. Die hierher bezogenen Beobachtungen dürften sich im wesentlichen auf die Thatsache reduciren, dass unter Umständen schwache Eindrücke eine Bewegungsreaction zur Folge haben, während starke Eindrücke anscheinend unwirksam sind. Ein solcher Zustand kommt nun öfter bei sehr erschöpften Thieren vor, geht jedoch, wie Sanders bemerkt, leicht in den entgegengesetzten über, kann also nicht wohl auf getrennte Function besonderer Marktheile bezogen werden. Die Beobachtung aber, dass Durchschneidung der Hinterstränge Unempfindlichkeit für schwache Eindrücke bedingt, erklärt sich nach Sanders daraus, dass hierbei die Erregung zunächst aus der grauen Substanz in die Normalbahn der Hinterstränge geleitet wird, und hier an der Durchschnittsstelle untergeht. Für eine solche Unterscheidung von Haupt- und Nebenbahnen sprechen insbesondere auch folgende Beobachtungen. Als S. beim Kaninchen den linken Seitenstrang in der Höhe des 3. Rückenwirbels durchschnitten hatte, war das linke Hinterbein vollständig gefühllos, indem wahrscheinlich die Erregungen, nachdem sie in normaler Weise auf der Hauptbahn der Hinterstränge geleitet waren, an der Durchschnittsstelle untergingen. Wurde nun am letzten Rückenwirbel die ganze linke Markhälfte durchschnitten, so kehrte die Empfindlichkeit zurück, vermuthlich weil nun die Erregung sogleich beim Eintritt ins Mark die Nebenbahn einschlug. Dieser Versuch beweist zugleich gegen eine Kreuzung der Hinterstränge *).

Nur unvollkommen erforscht ist bis jetzt auf physiologischem Weg die Function der Seitenstränge. Die anatomischen Befunde sprechen dafür, dass in ihnen sensible und motorische Leitungsbahnen gemischt sind. Beweisende Resultate kann aber das physiologische Experiment nicht geben, da es kaum möglich ist, die Seitenstränge ohne Verletzung der Vorder- und Hinterstränge zu durch-

*) J. Müller, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Longet, anatomie et physiologie du système nerveux t. I. van Deen, traité et decouvertes sur la physiol. etc. Leyden 1841. Schiff, Lehrb. der Physiologie, Bd. 1. Vulpian, leçons sur la physiol. du système nerveux. Brown-Séquard, journal de la physiologie t. I—VI, arch. de physiol 1868. Chauveau, ebend. Sanders, Geleidingsbanen in het ruggemerg, Groningen 1866. S. Mayer, Pflüger's Archiv, Bd. 1.

schneiden. C. Bell hatte diese Stränge Respirationsstränge genannt, und der Ursprung der aus dem verlängerten Mark hervorkommenden Respirationsnerven vermöchte der hierin ausgedrückten Vermuthung eine gewisse Stütze zu bieten. Dagegen hat Vulpian gefunden, dass einseitige Durchschneidung eines Seitenstrangs die Respirationsmuskeln nur unvollständig lähmt, wie es sich wohl aus dem Verlauf eines Theils der motorischen Fasern in diesen Strängen erklären lässt. Es liegt daher kein Grund vor, von der durch die anatomische Untersuchung gebotenen Annahme abzugehen, dass die Seitenstränge ästhesodische und kinesodische Fasern, letztere aber in überwiegender Menge, führen.

Eine weitere Frage, die noch der eingehenderen Erforschung harrt, ist die nach der Lage der Normalbahnen für die verschiedenen Empfindungsprovinzen und Muskelgruppen Die sensibeln Bahnen für die hintere Extremität halten, wie Türk beim Hunde gefunden hat, das Gesetz ein, dass ihr Lageverhältniss zur Rückenmarksaxe sich umgekehrt verhält wie die Entfernung der versorgten Hautprovinz vom Rumpfe; die Bahnen für den Oberschenkel sind also am meisten nach hinten, die Bahnen für den Fuss am meisten nach vorn gelagert. Aehnlich verhält sich nach Setschenow und Paschutin das Rückenmark des Frosches *).

2) Uebertragung der Erregungen im Rückenmark. Aus der Thatsache der allseitigen Leitung der Empfindungseindrücke und Bewegungsimpulse innerhalb der grauen Substanz erklären sich unmittelbar die Erscheinungen der Mitempfindung und Mitbewegung im Gebiete der Rückenmarksnerven. Beide Erscheinungen kommen ohne Zweifel dann zu Stande, wenn die Erregung sich so weit in der grauen Substanz verbreitet, dass von ihr aus nicht bloss die Fasern der normalen Leitungsbahn sondern noch weitere Longitudinalfasern der Vorder- bezw. der Hinterstränge innervirt werden. Aus dieser Entstehungsweise begreift es sich, dass die Ausbreitung der Mitempfindung und namentlich der Mitbewegung mit der Stärke der primären Innervation zunimmt.

Eine fernere wichtige Uebertragung innerhalb des Rückenmarks ist der Uebergang der Erregung von sensibeln auf motorische Fasern, die Reflexbewegung. Um die Rückenmarksreflexe unabhängig von den Einflüssen, welche die höheren Centralorgane auf sie ausüben, zu untersuchen, benützt man in der Regel decapitirte oder solche Thiere, denen nach Eröffnung der Schädelhöhle Gehirn und verlängertes Mark entfernt sind. Man findet so, dass die Reflexbewegung von den durch directe Reizung des motorischen Nerven hervorgerufenen Zuckungen theils durch ihre unbestimmtere Ausbreitung über verschiedene Muskelgruppen theils durch die bedeutend grössere Zeit der latenten Reizung verschieden ist.

a) Die Ausbreitung der Reflexbewegungen ist abhängig von der Reflexerregbarkeit und von der Intensität der Empfindungsreize. Die Reflexerregbarkeit wird bedingt durch Species, Alter, noch unbekannte individuelle Abweichungen der Thiere und endlich durch den

*) Türk, Wiener Sitzungsber. Bd. 21, 1865.

Einfluss einer Reihe specifisch wirkender Substanzen, welche dieselbe theils erhöhen theils herabsetzen können. Die Wirbelthierklassen folgen sich in Bezug auf den Grad der Reflexerregbarkeit im Allgemeinen in folgender absteigender Ordnung: Vögel, Amphibien, Reptilien, Säugethiere, Fische. Die Amphibien (z. B. Frösche) zeigen im Winter die grösste, im Sommer die schwächste Reflexerregbarkeit. Die Angabe, dass dieselbe bei jungen Thieren bedeutender sei, bedarf noch der genaueren Prüfung. Grosse Veränderungen der Reflexerregbarkeit bewirken gewisse Gifte. Es gibt reflexerhöhende und reflexhemmende Gifte, doch betrifft dieser Unterschied nur das Vorwiegende der Wirkung: die reflexerhöhenden Gifte, deren hauptsächlicher Repräsentant das Strychnin ist, führen nach einiger Zeit Lähmung herbei, und bei den reflexhemmenden Giften, zu welchen die sämmtlichen Narcotica gehören, geht der Lähmung meistens eine sehr kurze Zeit erhöhter Erregbarkeit voraus. Eine solche beobachtet man namentlich bei dem Opium, in geringerem Grade auch bei manchen Sorten des Curaragiftes. Mit wachsender Intensität der Reize breiten sich die Reflexzuckungen ungefähr in folgender Abstufung aus. 1) Bei den schwächsten Reizen findet nur auf der gereizten Körperhälfte Zuckung statt (Gesetz der gleichseitigen Leitung für einseitige Reflexe). 2) Bei etwas stärkeren Reizen kommen auch die Muskeln der nicht gereizten Körperhälfte in Zuckungen, diese sind aber anfangs schwächer, sie ergreifen stets nur solche Muskeln, die auch auf der gereizten Seite in Zuckung begriffen sind (Gesetz des ungleich intensiven Auftretens der Reflexe und Gesetz der Reflexsymmetrie). 3) Die beschränkte Reflexzuckung tritt immer zunächst in Muskeln auf, deren Nervenfasern ungefähr in gleichem Niveau mit den gereizten Empfindungsfasern entspringen, bei weiterer Ausbreitung gerathen dann diejenigen Muskeln, deren Nerven aus dem verlängerten Mark entspringen, und zuletzt sämmtliche Muskeln des Körpers in Zuckungen (Gesetz des dreiörtlichen Auftretens der Reflexe). Die angeführten Gesetze können in ihrem vollständigen Ablauf nur bei einem gewissen mittleren Grad der Reflexerregbarkeit beobachtet werden. Ist die letztere zu gering, so kommt man selbst bei den stärksten Reizen nicht über die erste Stufe hinaus, ist sie zu gross, so wird durch den schwächsten Reiz schon die höchste Stufe, die Reflexzuckung sämmtlicher Körpermuskeln, erreicht.

b) Die Zeit der latenten Reizung, d. h. die Zeit, welche von der Einwirkung des Reizes bis zum Beginn der Zuckung verfliesst (§. 165), ist für die Reflexbewegungen von beträchtlicher Dauer: sie beträgt nach Helmholtz das 11- bis 14fache derjenigen Zeit, welche bei directer Reizung des motorischen Froschnerven die Erregung braucht, um eine Nervenstrecke von annähernd gleicher Länge, wie sie die Reflexerregung durchläuft, zurückzulegen. Da die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in den sensibeln Nerven höchst wahrscheinlich derjenigen in den motorischen gleich ist, und da, wie Schelske gefunden hat, auch das

Rückenmark ebenso schnell wie ein peripherischer Nerv die Erregung fortpflanzt, so kann jene Verlangsamung der Zeit der latenten Reizung nur davon herrühren, dass der Vorgang der Uebertragung innerhalb der grauen Substanz eine verhältnissmässig grosse Dauer beansprucht. Diese lange Dauer der Uebertragung lässt auf grössere Widerstände schliessen, welche sich der Uebertragung entgegensetzen. Fassen wir nämlich, gemäss den in §. 173 entwickelten Anschauungen, auch hier den Vorgang als eine Auslösung von Spannkräften auf, so werden wir annehmen müssen, dass bei den Uebertragungsvorgängen innerhalb der grauen Substanz des Rückenmarks die hemmenden Kräfte sehr beträchtlich sind, und dass daher die durch den peripherischen Reiz vergrösserte Molecularspannung längere Zeit anwachsen muss, bis sie lebendige Kraft auslöst. Hiermit hängt offenbar ein weiterer sehr augenfälliger Unterschied der Reflexerregung von der directen Erregung nahe zusammen. Man beobachtet nämlich, dass das Reflexorgan auf einen vereinzelten, sehr rasch vorübergehenden Reiz, z. B. auf einen einzelnen Inductionsschlag, nicht reagirt, selbst wenn derselbe von bedeutender Stärke ist, dass dasselbe aber sogar viel schwächere Reize beantwortet, wenn dieselben längere Zeit andauern, wie z. B. eine Reihe schnell sich folgender Inductionsschläge oder chemische Reize. Das nämliche Verhalten haben wir, nur innerhalb engerer Grenzen, bei der directen Reizung des Nerven schon angetroffen. Auch für ihn gibt es eine gewisse Dauer, welche dem Reiz zukommen muss, damit überhaupt Erregung eintrete (§. 163, 2). In allen diesen Beziehungen verhält sich also das centrale Reflexorgan dem einzelnen Nerven analog, und es liegt kein Grund vor anzunehmen, dass die Vorgänge in dem ersteren, welche die Reflexübertragung vermitteln, von dem Vorgang der Fortpflanzung der Erregung in dem peripherischen Nerven, abgesehen von der Grösse der hemmenden Kräfte, wesentlich verschieden seien.

c) Einfluss der höheren Centralorgane. Die durch das Rückenmark vermittelten Reflexe zeigen mehrfache Abweichungen, so lange die höheren Centralorgane, namentlich das Gehirn, mit dem Rückenmark in Zusammenhang stehen. Abgesehen nämlich von der Einmengung willkürlicher Bewegungen, welche die oben aufgeführten Gesetze der Reflexausbreitung gänzlich verwischen, zeigt sich die Reflexerregbarkeit geringer bei Erhaltung der Centralorgane: die Enthauptung eines Thieres hat daher Steigerung derselben zur Folge. Wir müssen hiernach voraussetzen, dass das Rückenmark, so lange es unter dem Einfluss der höheren Centralorgane steht, der Uebertragung der Erregung einen grösseren Widerstand entgegensetzt. Höchst wahrscheinlich üben die höheren Centralorgane diesen hemmenden Einfluss durch eine von ihnen auf das Rückenmerk übergehende dauernde Erregung. Hierfür spricht 1) die Thatsache, dass Reizung des Centralorgans oder gewisser Theile desselben, beim Frosch namentlich der Sehhügel, die reflexhemmende

Wirkung steigert (Setschenow), und 2) die Beobachtung, dass auch anderweitige, z. B. durch Reizung sensibler Hautnerven, dem Rückenmark zugeführte Erregungen die Reflexerregbarkeit herabdrücken, so dass, wenn man von einem sensibeln Nerven a bei einer bestimmten Reizstärke deutliche Reflexe erhalten hat, nun diese ausbleiben, wenn gleichzeitig ein anderer sensibler Nerv b in dauernde Erregung versetzt ist (Schiff).

Die Reflexerscheinungen sind schon von Prochaska beschrieben, erst aber durch Marshal Hall und J. Müller experimentell näher verfolgt worden. M. Hall nahm, um dieselben zu erklären, neben den sensibeln besondere „excito-motorische" Nerven an, aber schon J. Müller hat auf das Ueberflüssige dieser Hypothese hingewiesen, die vollends unhaltbar geworden ist, seit wir die eigenthümlichen Verhältnisse der Leitung im Rückenmark kennen gelernt haben. Die Thatsache, dass einzelne Reize selbst von beträchtlicherer Stärke in der Regel keine Reflexzuckungen verursachen, hat neuerlich Setschenow veranlasst, besondere Hemmungsvorrichtungen im Rückenmark anzunehmen; wir glauben, dass alle diese mit der langen Latenz der Reizung zusammenhängenden Erscheinungen, wie oben angedeutet, aus den allgemeinen Principien der Erregungsleitung in den Nervengebilden entwickelt werden können. Auch die sonstigen von S. angeführten Thatsachen scheinen uns zur Begründung einer solchen Hypothese nicht zureichen. Erheblichere Gründe lassen für die Annahme einer Hemmung der Rückenmarksreflexe durch die cerebralen Centralapparate sich anführen. Hier hat die schon längst bekannte Thatsache, dass nach der Enthauptung die Reflexerregbarkeit gesteigert ist, zwei einander entgegenstehende Erklärungen gefunden: Schiff setzte voraus, dass mit der Zahl der Bahnen, welche der Fortpflanzung des Reizes im Centralorgan geboten werden, die Intensität der auf eine einzelne Reflexbahn kommenden Erregung abnehme; Setschenow nahm dagegen an, dass bestimmte centrale Gebilde als Hemmungsorgane wirken. Zur Stütze dieser Hypothese führte er an, dass Reizung der Sehhügel, auch der Vierhügel die Reflexerregbarkeit deprimire, ein Einfluss, der jedoch nach den neueren Beobachtungen von Setschenow und Paschutin nur für Reize von einer gewissen Stärke zu finden ist, während für schwächere blos tactile Reize die gewöhnliche Reflexerregbarkeit erhalten bleiben oder sogar grösser sein soll. Gegen die Annahme bestimmt begrenzter Hemmungscentren im Gehirn haben nun Schiff und Herzen eingewandt, dass starke Reizung überhaupt aller sensibler Nervenapparate deprimirend auf die Reflexe wirkt, eine Thatsache, welche sich in Bezug auf die peripherischen Nerven leicht bestätigen lässt. Wir glauben hiernach, dass die bisherigen Beobachtungen die Existenz besonderer Hemmungsvorrichtungen für die Reflexe nicht strenge beweisen, sondern dass sich die meisten Erscheinungen sehr wohl, wie es oben angedeutet wurde, durch die Vergrösserung der Widerstände erklären, welche Erregungszustände, die dem Mark zugeleitet sind, der Uebertragung einer andern neu hinzukommenden Erregung entgegensetzen.

Wir haben hier nur die Reflexbeziehungen zwischen der Haut und den Sceletmuskeln erörtert. Als unwichtigere oder seltenere Vorkommnisse seien noch erwähnt Reflexe von den sensibeln Nerven der Schleimhäute auf die Sceletmuskeln und Reflexe von den sensibeln Nerven der Haut auf organische Muskeln oder auf Drüsen. Als Beispiele letzterer Art kann die Contraction der Samenblasen bei Reizung des Penis und die Thränensecretion bei Reizung der Conjunctival-

schleimhaut angeführt werden. Schliesslich wollen wir auch für die oben im Eingang erörterten Phänomene der Mitbewegung und Mitempfindung noch einige Fälle aufzählen. Die bekanntesten Mitbewegungen sind die Mitbewegungen der Finger, wo nur anhaltende Uebung die unwillkürliche Association zu lösen vermag. Fälle von Mitempfindung sind die Verbreitung der Schmerzen bei Neuralgieen, der Hustenreiz bei Erregung des äusseren Gehörgangs, der Niessreiz bei Erregung der Conjunctiva des Auges; diese Beispiele gehören zum Theil dem Gebiet der Gehirnnerven an, wo Mitbewegung und Mitempfindung ganz in derselben Weise auftreten wie beim Rückenmark, wesshalb wir dort auf diesen Gegenstand nicht mehr zurückkommen werden. Als eine vierte Form der Uebertragung hat man früher zuweilen auch die Reflexempfindung, das Entstehen von Empfindungen in Folge von Muskelbewegungen, unterschieden. Es ist aber bis jetzt keine Thatsache beigebracht worden, die ein solches Uebertragen der Reizung von motorischen auf sensible Nerven bewiese *).

3) Das Rückenmark als selbständiges Centralorgan. Man erschliesst diese Function des Rückenmarks daraus, dass die Muskelbewegungen, welche reflectorisch auf Empfindungsreize eintreten, eine gewisse Zweckmässigkeit zeigen, und dass manche dieser Bewegungen anscheinend mit Ueberlegung geschehen. So beugt z. B. ein enthaupteter Frosch, wenn man ihm den Oberschenkel mit Säure betupft, den Fuss der gereizten Seite und wischt die Säure von der betreffenden Stelle ab. Schneidet man den Fuss ab, so macht das Thier zuerst einige fruchtlose Versuche mit dem amputirten Bein, dann aber beugt es den andern Schenkel und wischt jetzt mit dem Fuss dieser andern Seite die Säure ab. In dieser Wahl liegt anscheinend Ueberlegung und Absicht. Da wir aber ein zweckthätiges und überlegtes Handeln nur aus unserm Bewusstsein kennen, so hat man geglaubt jener Erscheinungen wegen auch dem Rückenmark Bewusstsein zusprechen zu müssen. Diese Folgerung ist jedoch in solcher Ausdehnung nicht gerechtfertigt. Denn es ist bekannt, dass unsere eigenen willkürlichen und bewussten Handlungen in Folge der Einübung leicht instinctiv werden, d. h. unwillkürlich und unbewusst geschehen. Wir müssen hier offenbar, ähnlich wie bei der Einübung gewisser Bewegungen, voraussetzen, dass bestimmte Gruppen von Nervenzellen und Nervenfasern, deren gemeinsame Erregung anfänglich durch den Willen veranlasst wird, durch diese häufige Gemein-

*) Volkmann, Art. Nervenphysiologie in Wagner's Handwörterb., Bd. 2. J. Müller, Physiologie, Bd. 1. Marshal Hall, über das Nervensystem, übers. von Kürschner, Marburg 1840. Pflüger, die sensorischen Functionen des Rückenmarks, Berlin 1853. Setschenow, über die Hemmungsmechanismen für die Reflexthätigkeit des Rückenmarks, Berlin 1863, über elektrische und chemische Reizung der sensibeln Rückenmarksnerven, Graz 1868. Setschenow und Paschutin, neue Versuche am Hirn und Rückenmark des Frosches, Berlin 1865. Herzen, sur les centres modérateurs de l'action réflexe, Turin 1864.

samkeit der Erregung in einen innigeren functionellen Zusammenhang treten. So lassen sich daher auch jene Handlungen geköpfter Thiere ebensowohl als Nachwirkungen eines zuvor das Rückenmark beeinflussenden Bewusstseins wie als Wirkungen eines im Rückenmark selbst gegenwärtigen Bewusstseins verstehen. Dieser Zusammenhang bestimmter Theile des Centralorgans zu zweckthätigen Aeusserungen kann ferner nicht blos ein während des Bestehens des individuellen Bewusstseins erworbener, sondern auch ein ererbter sein, da wir beobachten, dass individuelle Eigenthümlichkeiten jeder Art sich fortpflanzen: die durch Generationen hindurch erzeugte Beschaffenheit des Centralorgans muss vermöge dieses Vererbungsgesetzes schon bei der Entwicklung bis zu einem gewissen Grade sich ausbilden. Eine solche ererbte Disposition dürfte namentlich jene den Aeusserungen enthaupteter Thiere ähnlichen Instincthandlungen erklären, die man bei hirnlosen Missgeburten beobachtete. Was dieser Ableitung der Actionen des Rückenmarks aus erworbenen oder ererbten Dispositionen vor der Annahme eines besondern Bewusstseins in demselben die grössere Wahrscheinlichkeit gibt ist die Thatsache, dass jene Actionen immerhin nicht in der Weise selbständig auftreten wie die vom Gehirn abhängigen bewussten Handlungen, sondern dass sie stets einen äusseren Reiz voraussetzen und mit der Beseitigung des Reizes alsbald zum Stillstande kommen.

Die frühere Physiologie vor A. v. Haller hielt jede am Thierkörper auf Reize entstehende Bewegung, selbst die Zuckung eines einzelnen Muskels, für eine psychische, mit einem gewissen Grad von Bewusstsein verknüpfte Leistung. Erst seit Haller gewöhnte man sich daran die Nerven als blosse Leiter der Erregung aufzufassen, das Rückenmark aber betrachtete man als den gemeinsamen Stamm aller Rumpfnerven. So suchte noch Volkmann die Frage, ob dieses Organ nebenbei selbständige Leistungen vollbringe, durch die Vergleichung des Durchmessers aller Nervenwurzeln mit dem Durchmesser des Halsmarks zu entscheiden. Die Reflexbewegungen betrachtete man mit J. Müller und M. Hall lediglich als Uebertragungen der Erregung, die nach der Meinung der Einen durch unmittelbare Querleitung von einer ersten Faser auf eine zweite naheliegende, nach der Meinung der Andern durch die graue Substanz geschehe. Diese mechanische Erklärungsweise blieb die herrschende, obgleich frühe schon Legallois u. A. auf die anscheinende Ueberlegung in den Handlungen decapitirter Thiere hinwiesen. Auf die oben angeführten Beobachtungen hat dann Pflüger den Satz gegründet, dass das Rückenmark Träger eines gewissen Bewusstseins und Willens sei. Vielfacher Widerspruch erhob sich gegen diese Ansicht. Die Meisten machten den misslingenden Versuch, die Erscheinungen aus der alten Hypothese des Reflexmechanismus zu deuten. Eine Seite der nach unserer Ansicht wahrscheinlich richtigen Erklärung fand Lotze, indem er andeutete, dass die selbständigen Actionen des Rückenmarks nicht als Aeusserungen einer fortlebenden Intelligenz sondern einer in ihren Nachwirkungen noch vorhandenen aufgefasst werden könnten. Auf die andere Seite, auf die Vererbung der physischen Dispositionen, glaube ich zuerst hingewiesen zu haben. Ausserdem aber ist hervorzuheben, dass die Anschauung vom Wesen des Bewusstseins, die uns die Experi-

mentalpsychologie liefert, ein Bewusstsein in dem vom Gehirn getrennten Rückenmark nur unmittelbar nach der Trennung unwahrscheinlich macht, während eine Ausbildung von Bewusstsein in diesem Centralorgan nach seiner Trennung durchaus nicht undenkbar ist. Die allmälige Vervollkommnung in den Handlungen enthirnter Thiere scheint sogar für eine solche zu sprechen *).

§. 212. Functionen des verlängerten Marks.

Das verlängerte Mark enthält, wie das Rückenmark, zunächst die Leitungsbahnen für die aus ihm und unter ihm abtretenden Nerven, es ist ferner der Sitz wichtiger, für die Unterhaltung der vegetativen Vorgänge unentbehrlicher Reflexübertragungen, und für einige dieser Vorgänge ist es ausserdem wahrscheinlich selbständiges Innervationscentrum. Hierdurch erscheint dieses Organ hauptsächlich als der nervöse Centralpunkt des Ernährungsprocesses.

Im untern Theil des verlängerten Marks scheinen die sensibeln und motorischen Erregungen vollkommen wie im Rückenmark in den Fortsetzungen der Hinterstränge, bezw. der Vorder- und Seitenstränge geleitet zu werden; auch hier scheinen die Longitudinalfasern und die graue Substanz direct nicht erregbar zu sein, falls nicht die Nervenwurzeln selbst vom Reize getroffen werden. Wie uns die anatomische Untersuchung gelehrt, werden die Hinterstränge im verlängerten Mark zur Seite gedrängt, und dem entsprechend lehren partielle Durchschneidungsversuche, dass die Leitungsbahnen für die Empfindungseindrücke eine seitlichere Lage annehmen. Kreuzung dieser Bahnen findet auch im verlängerten Mark nicht statt. Einen verwickelteren Weg nehmen die Leitungsfasern für die Bewegungsimpulse, die in den Vorder- und Seitensträngen aufsteigen. Sie treten zum Theil in der Höhe des Calamus scriptorius zum Theil höher oben nahe der Brücke auf die andere Seite, an der Uebergangsstelle des verlängerten Marks in den Pons findet sich dann aber eine theilweise Rückwärtskreuzung auf die ursprüngliche Seite. An der unteren Kreuzung und der Rückwärtskreuzung betheiligen sich nach Schiff diejenigen Bahnen, welche der seitlichen Beugung des Kopfes und der Wirbelsäule vorstehen, an der oberen einfachen Kreuzung dagegen jene Fasern, welche die Innervation der Hinterfüsse, inbesondere die Streckung derselben bewirken, ebenso scheinen einige Nervenbahnen für die Vorderextremitäten an dieser Kreuzung Antheil zu nehmen. Beim Menschen wird sehr häufig in Hirnkrankheiten vollständige Hemiplegie beobachtet, während diese bei Thieren niemals durch einseitige

*) Pflüger, a. a. O. Auerbach, Günsburg's med. Zeitschrift, 1856. Goltz, Königsberger med. Jahrbücher. Bd. 1. Lotze, Göttinger gelehrte Anzeigen, 1853. Wundt, Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, Bd. 2.

Hirnverletzungen erzeugt werden kann. In der menschlichen medulla oblongata scheint daher die gesammte Kreuzung eine vollständigere zu sein.

Die wichtigsten der zusammengesetzten Reflexbewegungen, welche das verlängerte Mark vermittelt, sind folgende: 1) Die Athembewegungen; ihre Centra liegen hinter der Austrittsstelle der Vagi nahe dem Seitenrand der grauen Masse, die den Boden der vierten Hirnhöhle bildet; jede Körperhälfte hat ihr eigenes Centrum. 2) Die Herzbewegungen, insoweit dieselben überhaupt von centraler Innervation abhängen; ihr Centrum scheint nahe dem Athmungscentrum, ebenfalls um die Ursprünge des Vagus, zu liegen. 3) Mehrere Reflexe, die mit dem Athmungsreflex in nahem Connex stehen, zum Theil auf dem Zusammenwirken der nämlichen Muskelgruppen beruhen, wie das Niesen, Husten, Schluchzen u. s. w. Ebenso wird das Erbrechen und die bei der Defäcation eintretende Wirkung des Zwerchfells und der Bauchmuskeln durch das verlängerte Mark vermittelt. 4) Minder sicher ist es, ob dieses Organ, wie Schröder van der Kolk, hauptsächlich auf pathologische Beobachtungen gestützt, angibt, auch den Schluckbewegungen und den unwillkürlichen mimischen Bewegungen vorsteht. Die Schluckbewegungen sollen nach Schröder ihr Reflexcentrum in den s. g. unteren Oliven, die mimischen Bewegungen im obersten Theil der eigentlichen Oliven besitzen. 5) Ferner ist das verlängerte Mark Ursprungscentrum für die vasomotorischen Nerven; nach Verletzung derselben erfolgt Erweiterung der Gefässe und Wärmeerhöhung; diese ist nach Schiff am Kopf und den Extremitäten auf der Seite der Verletzung, am Rumpf und den Schultern auf der entgegengesetzten Seite zu finden, für die letzteren Organe scheinen also gekreuzte Leitungsbahnen zu bestehen. Endlich ist das verlängerte Mark 6) Innervationscentrum für secretorische Processe, insoweit solche von centraler Erregung abhängig sind. Festgestellt ist in dieser Beziehung nur sein Einfluss auf den Stoffwechsel der Leber; doch ist vielleicht auch die Bildung anderer Absonderungen, namentlich z. B. des Speichels, von der Innervation der medulla oblongata abhängig. In einzelnen dieser Fälle bleibt es noch näher festzustellen, inwieweit dieses Organ die Innervation der Drüsen direct oder nur indirect, durch die vasomotorischen Nerven beeinflusst. Einen indirecten Einfluss solcher Art übt das verlängerte Mark namentlich auch auf die höheren Centralorgane aus, für welche die Regulirung des Blutstroms von der grössten Wichtigkeit ist. Unterbricht man plötzlich den Blutstrom zum Gehirn durch Compression der grossen Arterienstämme des Halses, so verfallen die Thiere in allgemeine, fallsuchtartige Zuckungen, ist die Blutzufuhr bloss mangelhaft, so stellt statt dessen Schwäche und Lähmung sich ein. Hiernach wirkt die plötzliche und vollständige Entziehung des Blutes wahrscheinlich erregend auf die motorischen Theile an der Hirnbasis (s. §. 213). Es liegt nahe, die allgemeinen Zuckungen bei der

Verblutung und im Todeskampfe aus der nämlichen Ursache abzuleiten. Kussmaul und Tenner, denen wir die Kenntniss der hierher gehörigen Thatsachen verdanken, haben es wahrscheinlich gemacht, dass ähnlich auch die Krankheitserscheinungen der Epilepsie auf gestörte Innervationszustände der medulla oblongata zurückzuführen sind.

Da die gleichzeitige Anästhesie und die gekreuzte Paralyse bei krankhaften Veränderungen, namentlich Blutergüssen in der einen Hirnhälfte, eine den Pathologen geläufige Erscheinung ist, so ist die Kreuzung der Vorderstränge im verlängerten Mark längst angenommen und gewöhnlich für eine viel vollständigere gehalten worden, als sich nach den Resultaten genauerer Versuche wenigstens bei Thieren herausstellt. Man verlegte dieselbe allgemein in die so augenfällige Pyramidenkreuzung, indem man die Pyramiden für die Fortsetzungen der Vorderstränge ansah. Nachdem gegen letztere Annahme zuerst von Stilling vom anatomischen Standpunkte aus Zweifel erhoben worden waren, hat Schiff auch experimentell erwiesen, dass die Pyramiden weder motorisch noch kinesodisch sind; ebenso theilte Vulpian pathologische Beobachtungen mit, in denen die Pyramide der einen Seite völlig atrophirt oder degenerirt gefunden wurde ohne die erwartete halbseitige Paralyse. Bei Durchschneidungsversuchen in verschiedenen Höhen des Marks fand endlich Schiff die oben angegebenen Resultate. Als Kreuzungsfasern müssen hiernach wahrscheinlich die queren Faserzüge des verlängerten Marks und im untern Theil der Brücke betrachtet werden.

Von den besonderen Functionen, für welche das verlängerte Mark Reflex- und Innervationscentrum ist, haben wir im Einzelnen schon gehandelt. Vergl. rücksichtlich der Athemsbewegungen §. 131, der Herzbewegungen §. 117, über die Zuckerbildung in der Leber § 126, über die Innervation der Gefässe §. 122. Wie die totale Anämie des Gehirns, so soll nach Schröder v. d. Kolk u. A. auch starke Hyperämie desselben allgemeine Zuckungen bewirken, eine Angabe, die jedoch von Kussmaul und Tenner auf Grund ihrer Versuche bestritten wird*).

§. 213. Functionen des Gehirns.

In der Physiologie der höheren Centralorgane ist man gewöhnlich von der Vorstellung ausgegangen, die Leistungen dieser Organe seien vertheilt auf die einzelnen Provinzen des grossen und kleinen Hirns, und diese Vorstellung schien in der Beobachtung eine gewisse Stütze zu finden. Da nach der Abtragung der Grosshirnhemisphären Willen und Bewusstsein verloren gehen, nach der Zerstörung der Vierhügel das Auge erblindet, nach der Wegnahme des Kleinhirns die Ortsbewegungen gestört werden u. s. w., so ist es ein naheliegender Schluss, die Hirnlappen für die Werkzeuge des Willens und des Bewusstseins, die Vierhügel für

*) Schröder van der Kolk, über den Bau und die Functionen der medulla spinalis und oblongata, Braunschweig 1858. Vulpian, a. a. O. Flourens, compt. rend. 1851, 1859 et 1862. Schiff, Lehrb. d. Physiol. Bd. 1. Kussmaul und Tenner, Moleschott's Untersuchungen Bd. 3.

das Centralorgan des Gesichtssinns, das kleine Gehirn für den Regulator der Muskelbewegungen zu erklären u. s. w. Gegen diese Auffassung muss aber schon die Erwägung Verdacht erwecken, dass Wille, Bewusstsein, Bildung von Gesichtsvorstellungen, Ordnung der Muskelbewegungen sehr verwickelte und zum Theil innig mit einander zusammenhängende psychische Leistungen sind, von denen eine einzelne nicht wohl gestört sein kann, ohne dass dies die gleichzeitige Störung anderer voraussetzt. Dazu kommt, dass die Erscheinungen, die nach Abtragung, Durchschneidung oder pathologischer Veränderung gewisser Hirntheile eintreten, keineswegs regelmässig beobachtet werden, wie ein scharf begrenzter functioneller Zusammenhang dies fordern würde. Namentlich zeigt die Erfahrung, dass mit der Zeit, ohne dass die verursachende organische Veränderung beseitigt wird, selbst bedeutende functionelle Störungen sich ausgleichen. Angesichts solcher Fälle ist kaum die Vorstellung abzuweisen, dass verschiedene Hirntheile vicariirend für einander eintreten. Solcher Ersatz scheint örtlich und functionell in um so ausgedehnterem Maasse stattfinden zu können, je höhere Theile des Centralorgans von der Störung betroffen sind, so dass hier mit der Vollkommenheit der Organe die Unentbehrlichkeit ihrer einzelnen Theile keineswegs zunimmt: im Gegentheil kann unter Umständen die Zerstörung eines grossen Theils einer Hirnhemisphäre leichter durch vicariirende Function anderer Theile sich ausgleichen als die Unterbrechung einer beschränkten Stelle grauer oder weisser Substanz im Rückenmark. Doch bietet uns schon letzteres Organ in der Fähigkeit der grauen Substanz Impulse nach allen Richtungen zu leiten und in der allmäligen Vervollkommnung dieser Leitung, wenn die Normalbahn unterbrochen ist, ein Beispiel functioneller Aushilfe dar. Wenn aber bereits im Rückenmark dieser functionelle Ersatz die Erforschung der Leistungen der einzelnen Theile erschwert hat, so gilt dies für das so unendlich complicirter gebaute Gehirn natürlich in weit verstärktem Grade. Bei der unter solchen Umständen erklärlichen Lückenhaftigkeit unseres Wissens in diesem Gebiete scheint es uns geboten vorerst die beobachteten Thatsachen zusammenzustellen; in Bezug auf die muthmassliche Function der einzelnen Hirntheile werden wir uns dann auf wenige Bemerkungen beschränken.

1) Grosshirnhemisphären und Streifenhügel. Sie sind weder sensibel noch motorisch und können daher entfernt werden, ohne dass die Thiere Schmerz äussern oder in Zuckungen gerathen. Nach Exstirpation beider Hemisphären können namentlich Vögel und Amphibien, aber auch Säugethiere lange Zeit ohne jede Störung der vegetativen Functionen und der Beweglichkeit am Leben erhalten werden. Die Pupille verengt sich noch auf Lichteindrücke, ebenso erzeugen Geschmackseindrücke mimische Bewegungen; auf Hautreize schreien und fliehen die Thiere, dagegen zeigt sich keine Spur spontaner Bewegung. Der Wechsel zwischen Wachen und Schlaf soll nach Flourens erhalten

sein. Ebenso wie die Abtragung der Hemisphären wirkt die Ausrottung der die Faserzüge zu den Hemisphären umfassenden Streifenhügel. Einmal in Bewegung gesetzt rennen Thiere, denen die Streifenhügel exstirpirt wurden, so lange fort, bis sie auf einen äusseren Widerstand stossen (Magendie, Schiff). Zerstörung einer Hemisphäre wird von Thieren ohne sichtliche Störung ertragen und ist auch beim Menschen ohne weiteren Nachtheil als rasche Ermüdung der Geistesfunctionen beobachtet worden. Bei Erkrankungen des Stirnlappens, und zwar in der weit überwiegenden Zahl der Fälle des linken Stirnlappens, wurde dagegen eine mehr oder weniger complete Sprachlähmung (Aphasie), zuweilen auch ein entweder mit der Aphasie verbundener oder selbst isolirt auftretender Verlust des Schreibvermögens (Agraphie) bei vollständiger Erhaltung der Motilität und häufig bei durchaus ungestörter Intelligenz der Individuen beobachtet. Mehrfach sind dieselben Störungen bei Erkrankung des Insellappens gefunden worden. Der auszudrückende Begriff ist vorhanden, aber ein verschiedenes, gewöhnlich dem Begriff oder dem Laut nach verwandtes Wort wird für denselben gewählt (amnemonische Aphasie), in andern Fällen ist die Sprache ganz aufgehoben, manchmal auch auf wenige Worte beschränkt, die dann zur Bezeichnung aller Begriffe gebraucht werden (ataktische Aphasie). Wenn gleich die gewöhnliche Verknüpfung dieser merkwürdigen Störungen mit linkseitigen Erkrankungen einer functionellen Differenz der beiden Hemisphären das Wort redet, so ist doch zu bedenken, dass auch Fälle vorzukommen scheinen, in denen dieselbe Störung bei rechtseitigen Erkrankungen sich einstellte. Dies spricht dafür, dass beide Hirnhälften zwar zu denselben Functionen befähigt sind, aber in der Regel in verschiedenem Maasse in denselben geübt werden, ähnlich wie unsere ebenfalls symmetrisch gebildeten Körpermuskeln. Nach einer plausibeln Hypothese Leyden's dürfte in diesem Fall speciell die Bevorzugung der linken Hemisphäre darin ihren Grund haben, dass sie wegen der Lage der linken Carotis gegenüber der rechten der Blutzufuhr günstigere Bedingungen darbietet, ein Umstand, der, wie schon Gratiolet hervorhob, wahrscheinlich auch die frühere morphologische Ausbildung der linken Hemisphäre bedingt*).

2) Sehhügel, Hirnschenkel und Pons Varoli. Die Verletzung dieser Theile ist in der Regel von Symptomen der Sensibilität sowie von Zuckungen derjenigen Muskeln begleitet, deren Motilität nach der Abtrennung der betreffenden Hirntheile alterirt wird. Trennung des Seh-

*) Broca, bulletins de la société anatom. 1861. Meynert, Wiener med. Jahrb. 1866. Leyden, Berliner klin. Wochenschrift 1867 Vergl. ausserdem die neueste Literatur über Aphasie in Meissner's Jahresbericht für 1867.

hügels oder des Grosshirnschenkels der einen Seite verursacht eine auffallende Bewegungsstörung: die verletzten Thiere gehen fortwährend in einem Kreise, in dessen Peripherie sich die Längsaxe ihres Körpers befindet (Reitbahnbewegungen, Manègebewegungen) (Magendie). Bei Verletzung des vordern Theils der Sehhügel geschieht nach Schiff die Drehung nach der Seite des Schnitts, bei Verletzung des hintern Theils oder der Hirnschenkel geschieht sie nach der entgegengesetzten Seite. Die letztere Drehung nimmt zu, wenn man den vordern Theil des Pons durchschneidet: das Thier dreht sich dann um seine eigene Ferse, so dass die Längsaxe des Körpers den Radius des Drehungskreises bildet. Eine dritte Form von Drehbewegung beobachtet man endlich nach der Trennung der Kleinhirnschenkel: das Thier rollt sich nun um seine Längsaxe, und zwar nach der Seite der Verletzung, wenn die Kleinhirnschenkel selbst getrennt sind, nach der entgegengesetzten Seite, wenn der Schnitt durch einen Seitentheil des Kleinhirnlappens geht (Schiff). Die Bewegungen der Augen sind in entsprechender Weise alterirt, indem das Auge der verletzten Seite nach vorn und unten, das andere Auge nach hinten und oben abgelenkt wird. Zerstörung der oberflächlichen Theile der Sehhügel vernichtet nach Renzi die Perception der Gesichtseindrücke auf der entgegengesetzten Seite, ohne Bewegungsstörungen hervorzubringen; von Andern wird jede Beziehung dieser Theile zum Gesichtssinn geleugnet.

3) Kleines Gehirn. Abtragung des kleinen Gehirns hat einen augenfälligen Einfluss auf die allgemeinen Körperbewegungen: diese bleiben möglich, werden aber unzweckmässig und unsicher ausgeführt (Flourens); bleiben die Thiere länger am Leben, so kann jedoch die Ordnung der Bewegungen wieder allmälig sich herstellen. Nach Verletzung einer Kleinhirnhälfte sind die Störungen einseitig: sie treten dann bei Vögeln auf der Seite der Verletzung, bei Säugethieren auf der entgegengesetzten Seite auf (Lussana). Ausserdem sollen nach Renzi Störungen des Gesichts- und Gehörssinns zu bemerken sein; beim Menschen hat Luys Amaurose, Strabismus u. s. w. in Fällen von Erkrankung des Kleinhirns beobachtet. Doch bleibt es unsicher, ob hierbei nicht gleichzeitig andere Hirntheile, namentlich die Vierhügel, von der Störung betroffen wurden. Sensibilität und Motilität besitzt das kleine Gehirn nicht.

4) Vierhügel. Verletzung derselben hat keinen Einfluss auf die Körperbewegungen, falls nicht die unterliegenden Hirnschenkel mit beeinträchtigt werden. Dagegen findet man nach Zerstörung eines Vierhügels stets Erblindung auf der entgegengesetzten Seite (Flourens), und nach Exstirpation eines Auges wird Atrophie des entgegengesetzten Vierhügels beobachtet (Magendie). Reizung eines Vierhügels bewirkt Bewegung der Iris und des Augapfels, ebenfalls auf der entgegengesetzten Seite, ausserdem äussern die Thiere Schmerzsymptome, vielleicht in Folge

heftiger subjectiver Lichterscheinungen. Nach Schiff ist hauptsächlich die vordere Partie der Vierhügel sensibel, die hintere motorisch *).

Die hier aufgezählten Beobachtungen über die Erfolge der Trennung einzelner Hirntheile machen es unzweifelhaft, dass bestimmte Theile des Gehirns zu bestimmten psychischen Functionen in der Weise in unmittelbarer Beziehung stehen, dass Zerstörung des betreffenden Theils die Function aufhebt. Hieraus zu schliessen, wie es oft geschehen ist, und wie es in übertriebenstem Maass, die Lücken des Wissens durch willkürliche Erfindungen ersetzend, die Phrenologie gethan hat: der betreffende Hirntheil sei abgegrenztes Organ der psychischen Function, dies ist ebenso unzulässig. als wenn man behaupten wollte, ein motorischer Nerv sei ausschliessliches Organ für die Innervation des von ihm versorgten Muskels, weil nach der Durchschneidung des Nerven die Contraction nicht mehr möglich ist. Wie für den lebenden Muskel die Erregung seines Nerven vom Centralorgan aus, so ist für den Hirntheil der Zusammenhang mit andern Centraltheilen und peripherischen Nervengebilden erforderlich, um die Function zu Stande zu bringen. Je verwickelter die Leistungen, um so verwickeltere Zusammenhänge werden vorauszusetzen sein. So macht es z. B. für die centralen Leistungen des Gesichtssinns die Beobachtung wahrscheinlich, dass in den Vierhügeln die Verknüpfung der sensibeln Opticusfasern einerseits mit den motorischen Apparaten der Accomodation und Adaptation, anderseits mit den Centren für die Augenbewegungen stattfindet. Aber die Vollziehung geordneter Wahrnehmungen und Vorstellungen ist nicht ohne Beihülfe der Grosshirnhemisphären möglich, und ausserdem scheint eine gewisse Beziehung des Kleinhirns zu den Augenbewegungen zu bestehen. Eine den physiologischen Beobachtungen vorläufig gerecht werdende Theorie des centralen Sehactes würde daher etwa folgende Gestalt annehmen können: In der Netzhaut, die nach ihrer ganzen Structur zwischen einem Sinnesorgan und einem Bestandtheil des Centralorgans die Mitte hält, setzen sich die Aethervibrationen in andere sich mit ihnen verändernde und überdies von localen Unterschieden abhängige Vorgänge um. Ob diese Vorgänge schon Empfindungen sind, oder erst in ihrem Zusammenwirken mit centralen Processen Empfindungen werden, lassen wir dahingestellt. Jedenfalls ist es die Netzhaut nicht allein, die Empfindung vermitteln kann, da noch der Erblindete mit atrophirten Sehnerven sich farbenreicher Träume erfreut; anderseits ist aber auch das Gehirn, ohne dass zuvor die Netzhaut in Function gewesen ist, zu keinen Farbenempfindungen fähig, wie die Beobachtung Blindgeborener lehrt. Wir werden daher annehmen dürfen, dass zur ersten Entstehung der Lichtempfindung der Zusammenhang der Netzhaut mit den centralen Apparaten erforderlich ist, dass aber die in den letzteren erzeugten Signale einigermassen die Existenz der Netzhaut ersetzen können, wenn auch allerdings nur in sehr mässigem Grade, da bekanntlich Erinnerungs-

*) Flourens, recherches expér. sur les fonctions du système nerveux, 2me édit. Paris 1842. Longet, anatomie et physiologie du système nerveux. Schiff, Lehrb d. Physiol. Brown-Séquard, course of lectures on the physiology and pathology of the central nervous system, London 1861. R. Wagner, kritische und experimentelle Untersuchungen über die Hirnfunctionen, Göttinger Nachrichten, 1858—62. Lussana, journ. de physiol. t. V et VI. Luys, recherches sur le système nerveux, Paris 1865. Renzi, ann. univ. 1863 et 64.

bilder viel blasser und vergänglicher sind als Empfindungen, die unmittelbar von äusseren Eindrücken kommen. In der grauen Substanz der Vierhügel gehen sodann die Opticusfasern mit den motorischen Nervenfasern des Auges eine vorläufige Verbindung ein, die aber wahrscheinlich nur als eine Reflexverbindung zu betrachten ist. Während nun die Accomodations- und Adaptationsnerven, die einerseits mit Sehnerven- anderseits mit Augenmuskelnervenfasern (wie der Zusammenhang zwischen Accomodation und Convergenz lehrt) verknüpft zu sein scheinen, hier vielleicht schon ihre definitive Endigung finden, treten die Fortsetzungen der Seh- und Bewegungsnerven des Auges weiter nach oben, ein Theil mag direct durch die Hirnstiele in die Grosshirnhemisphären übertreten, ein anderer Theil, vielleicht die Fortsetzungen der motorischen Nerven, mag durch die crura cerebelli ad corpora quadrigem. und ad pontem den Umweg über das kleine Gehirn nehmen. Mehrfache Beobachtungen sprechen dafür, dass das kleine Gehirn die Auffassung der motorischen Innervationsempfindungen vermittelt. Wir können also etwa weiterhin voraussetzen, dass speciell die Augenmuskelnerven (das nämliche mag aber auch für die übrigen Muskelnerven gelten) auf dieser Zwischenstation jene Sensationen anregen, durch die ihre Innervationsintensität unserer Messung zugänglich wird. Die Erregungen, welche diese Innervationsgefühle bewirken, können aber von zwei Punkten ausgehen: von den Grosshirnhemisphären in centrifugaler Richtung und von dem Reflexorgan der Vierhügel in centripetaler Richtung. Die Fortsetzungen der Opticusfasern, die nach unserer Hypothese direct in die Grosshirnhemisphären ausstrahlen, werden hier wohl in den Nervenkörpern der Hirnrinde ihr definitives Ende finden und zugleich irgendwie mit den motorischen Endigungen wieder in Zusammenhang treten. Die enorme Zahl und die regelmässige Schichtung jener Nervenkörper fordert fast dazu heraus die Hypothese, welche der Bau der Retina und des Corti'schen Organs für die peripherische Licht- und Schallperception an die Hand gab, auf den centralen Perceptionsvorgang auszudehnen. Wir werden also annehmen, dass durch jede qualitativ verschiedene Erregung auch verschiedene Elementargebilde des Centralorgans oder verschiedene Gruppen solcher Elementargebilde erregt werden. Einer Summe differenter peripherischer Eindrücke wird so eine Summe differenter Empfindungssignale correspondiren. Ebenso wird aber jedem Bewegungsimpuls, mag derselbe durch centrale oder durch peripherische (bez. reflectorische) Erregung hervorgebracht sein, eine durch die Apparate des Kleinhirns vermittelte Innervationsempfindung entsprechen. Auch für diese Innervationsempfindung mag es an den Endigungen der motorischen Fasern im Grosshirn Signale geben, die sich aber dann nach Wegfall des Kleinhirns etwa so verhalten werden wie die abgeblassten und vergänglichen Erinnerungsbilder, die nach Wegfall des Sinnesorgans noch durch die empfindenden Centralgebilde vermittelt werden. Nach dieser Hypothese würde es nun wohl begreiflich sein, wie zwar jeder Eingriff in eines jener die Sehfunction vermittelnden Nervengebilde den Sehact stören muss, wie aber diese Störung doch im Allgemeinen um so weniger intensiv ausfällt, je höhere Centralgebilde von dem Eingriff getroffen werden. Wird der Zusammenhang des Klein- oder Grosshirns nur stellenweise getrennt, so wird die Erregung, wie im Rückenmark, andere Bahnen einschlagen, es werden andere Verknüpfungen zwischen den peripherischen Vorgängen und centralen Signalen sich bilden müssen, aber wenn erst die neuen Verbindungen eingeübt sind, so werden die Functionen, falls nur der Eingriff nicht zu umfangreich war, wieder ungestört von statten gehen. Anders werden sich freilich die Erscheinungen gestalten müssen, wenn grössere Massen

jener centralen Gebilde, in welchen ein bestimmtes Nervengebiet endigt, verloren gehen. Hier wird entweder complete Aufhebung oder äusserste Beschränkung der Function die Folge sein. Ein Beispiel solcher Beschränkung haben wir für jene Centralgebilde, welche die verschiedenen sensorischen Faserenden mit den Ursprungspuncten der phonetischen Muskulatur verknüpfen, in den Erscheinungen der s. g. Aphasie kennen gelernt. Möglich dass partielle Gewebszerstörungen ähnlicher Art, wenn sie rein sensorische Centralgebilde treffen, vielen Formen psychischer Störung zu Grunde liegen, welche mit der Bildung von Wahnvorstellungen verknüpft sind.

Die obigen Andeutungen sind natürlich weit entfernt, für eine genügend begründete Hypothese der Gehirnwirkungen beim Schacte gelten zu sollen, zu einer solchen reichen die Thatsachen noch nicht hin. Diese Betrachtungen sollten nur veranschaulichen, wie wir schon heute, so dürftig auch auf diesem Gebiete unser Wissen ist, ein sehr complicirtes Zusammenwirken der Centralgebilde annehmen müssen, wenn wir die physiologischen Erscheinungen, die nach Abtrennung und Verletzung verschiedener Hirntheile auftreten, einigermassen plausibel erklären und dabei psychologische Begriffsmonstra vermeiden wollen, wie die seltsamen „Triebe", die Magendie als Folge der verschiedenen Hirnverletzungen beschrieb (Trieb zum Vorwärtslaufen, Trieb zu Kreisbewegungen u. s. w.), oder die Begriffe eines „Organs der Intelligenz", eines „Organs für die Coordination der Bewegungen" u s. w., wie sie Flourens für das Grosshirn, Kleinhirn u. s. w. aufstellte. Für die verschiedenen Formen der Bewegungsstörung, die nach Verletzungen der Hirnschenkel, des Sehhügels, Kleinhirns u. s. w. auftreten, bieten, wie ich glaube, die Erscheinungen, welche bei der Parese einzelner Augenmuskeln vorkommen, eine gewisse Analogie dar. Bei einer geringgradigen Parese des Abducens z. B. existirt die physische Möglichkeit, das Auge weit genug nach aussen zu drehen, dennoch geschieht es nicht, weil jede Drehung nach aussen wegen der gestörten Innervation für umfangreicher gehalten wird, als sie ist. Das Aehnliche wird eintreten, wenn die Leitung zu bestimmten Muskelgruppen eine theilweise Unterbrechung erfährt, so dass sie etwa eine andere als die Normalbahn einschlagen muss. Dafür dass speciell das kleine Gehirn bei der Vermittlung der Innervationsempfindungen betheiligt ist, sprechen neben den oben aufgeführten Resultaten der Vivisection namentlich auch die pathologischen Beobachtungen, die Lussana gesammelt hat. Seine Patienten konnten alle Bewegungen kräftig ausführen, aber es fehlte ihnen anscheinend jedes Gefühl für die Kraft und für den Umfang der Bewegungen. Ist diese Störung, wie z. B. nach einseitiger Durchschneidung der Hirnschenkel, auf bestimmte Muskelgruppen einer Seite beschränkt, so wird das subjective Gefühl des Schwindels entstehen. Dieser tritt, wie schon Henle hervorgehoben hat, in seiner häufigsten Form, in derjenigen des Augenschwindels, dann auf, wenn eine Bewegung des Bildes auf der Netzhaut objectivirt wird, obgleich derselben keine Bewegung der Gegenstände entspricht. Nun muss aber in der That, wenn die Innervationsgefühle der Augenmuskeln oder auch anderer Körpermuskeln aufgehoben sind, die Bewegung des Auges objectivirt werden. Man kann daher den Zustand eines Thieres mit s. g. Zwangsbewegungen, insofern man ihn subjectiv bezeichnen will, sehr wohl dem Schwindel vergleichen; er wird vermuthlich nichts anderes als ein permanenter Schwindel sein.

Zeitlicher Verlauf der Gehirnfunctionen. Von grosser Wichtigkeit würde für das Verständniss der Functionen des Centralorgans eine eingehendere

Kenntniss der Zeitverhältnisse dieser Functionen sein. Aus den fragmentarischen Untersuchungen, die in dieser Richtung vorliegen, und deren ausführlichere Erörterung wieder der Psychologie anheimfällt, wollen wir nur die physiologisch bedeutungsvollsten Momente hervorheben. In §. 210 haben wir gefunden, dass die Dauer der Uebertragung von sensibeln auf motorische Faserenden innerhalb des Rückenmarks eine ziemliche Zeit beansprucht. Diese Uebertragungszeit ist nun noch bedeutend grösser innerhalb des Gehirns. Sie setzt sich aber hier, insoweit es sich um die bewussten Actionen des Centralorgans handelt, zusammen 1) aus der Perceptionsdauer und 2) aus der Dauer des Willensimpulses. Beide zusammen mit der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in dem zuleitenden Empfindungsnerven und in dem den Willensimpuls fortführenden Bewegungsnerven hat man bei zeitmessenden Beobachtungen als die physiologische Zeit bezeichnet. Wird der Willensimpuls mit der Hand registrirt, so beträgt die physiologische Zeit im Mittel in Secunden:

Für Schalleindrücke	Lichteindrücke	Tasteindrücke	Beobachter
0,149	0,200	0,182	Hirsch
0,1505	0,2246	0,1546	Hankel
0,1280	0,1747	0,1882	Wundt

Die Zahlen gelten für Sinnesreize von mittlerer Stärke. Die nähere Untersuchung zeigt nun aber, dass die physiologische Zeit sehr bedeutenden Veränderungen unterworfen ist mit wechselnder Intensität der Sinnesreize, Veränderungen, welche nur zum kleinsten Theil von den Schwankungen der Leitungsgeschwindigkeit in den peripherischen Nerven (§. 165) herrühren können, welche also zum grössten Theil auf die Vorgänge im Centralorgane bezogen werden müssen. Bei den schwächsten Reizen, den Reizschwellen (§. 175), ist die physiologische Zeit nach meinen Beobachtungen annähernd gleich für die verschiedenen Sinne; sie nimmt dann in jedem Sinnesgebiet mit der Verstärkung der Eindrücke ab bis zu einer gewissen Grenze, von welcher an sie wieder zunimmt. Man darf mit Wahrscheinlichkeit voraussetzen, dass jene Abnahme von einer Verkürzung des ersten Theils der physiologischen Zeit, der Perceptionsdauer herrührt, während die bei starken Reizen eintretende Zeitzunahme auf Rechnung einer Hemmung des Willensimpulses kommt: in ihren höheren Graden heisst diese Hemmung Schreck. Dagegen darf die durch Donders und Jaager nachgewiesene Thatsache, dass bei Eindrücken, deren Beschaffenheit zuvor gekannt ist, die physiologische Zeit im Vergleich mit Eindrücken von unbekannter Qualität verkürzt erscheint, wohl auf eine Verringerung der Perceptionsdauer bezogen werden. Ebendahin gehört wahrscheinlich die schon von den Astronomen festgestellte Beobachtung, dass erwartete Eindrücke schneller percipirt werden als unerwartete, plötzliche. Auf ein Minimum lässt sich, wie ich gefunden habe, die physiologische Zeit bringen, wenn man Eindrücke gleicher Art in regelmässigen Perioden sich folgen lässt: bei einer gewissen Dauer dieser Perioden ist dann die physiologische Zeit negativ, d. h. der Eindruck wird registrirt, bevor er wirklich stattfindet Je schneller die Eindrücke sich folgen, um so kleiner werden diese negativen Werthe, und bei einer bestimmten Schnelligkeit gehen sie in positive Werthe über. Das Centralorgan scheint hiernach auf einen erwarteten Eindruck so sich vorzubereiten, dass der Vorbereitungsact selbst, wenn er eine gewisse Intensität erreicht, zur Erregung wird; für das Anwachsen dieser vorbereitenden Erregung ist aber ein bestimmtes Minimum an Zeit erforderlich: bei einer gewissen Schnelligkeit in der Aufeinander-

folge der Eindrücke bedarf daher ein einzelner derselben einer ebenso grossen Zeit zu seiner Registrirung wie ein plötzlicher, unerwarteter Eindruck. Hiermit hängt sichtlich die weitere Thatsache zusammen, dass nach dem Vollzug einer jeden Sinnesperception eine gewisse Zeit verfliessen muss, bevor ein neuer Eindruck percipirt werden kann; bei schnellerer Aufeinanderfolge der Eindrücke fliessen diese dann in eine einzige Empfindung zusammen. Diese kleinste Zwischenzeit beträgt nach Mach

für das Ohr	das Auge	den Finger
0,0160	0,0470	0,0277

Die Bevorzugung des Gehörs als zeitmessenden Sinnes erhellt unmittelbar aus diesen Zahlen, bei denen übrigens die Nachdauer der Erregung in den peripherischen Sinnesorganen, welche namentlich den bedeutenden Werth für das Auge bedingt, mit in Rechnung zu ziehen ist. Eine Reihe hieran sich schliessender Untersuchungen von Mach, Vierordt u. A. über die Unterschiedsempfindlichkeit für Zeitgrössen müssen wir, da sie von ausschliesslich psychologischem Interesse sind, hier übergehen *).

Wachen und Schlaf. Anhangsweise sei hier endlich noch jener Intermissionen in den Functionen des Centralorgans Erwähnung gethan, die in dem Wechsel von Wachen und Schlaf sich kundgeben. Ueber die Veränderungen in den Centralorganen, welche diesen Wechsel bedingen, besitzen wir noch keinerlei Aufschlüsse. Im Allgemeinen lässt sich wohl das Phänomen des Schlafes mit den sonstigen Erscheinungen der centralen Erregbarkeit in Zusammenhang bringen. Die Reize, die während des wachen Zustandes dem Centralorgan zufliessen, werden sich in diesem summiren, um schliesslich vielleicht hemmende Wirkungen auszulösen, welche die Fortpflanzung mässiger Sinnesreize und der meisten motorischen Impulse eine Zeit lang aufheben. Selbst die äusseren Erscheinungen des Schlafes sind bis jetzt nur nach wenigen Seiten hin einer experimentellen Prüfung unterzogen worden. Die Festigkeit des Schlafes suchte Kohlschütter zu ermitteln, indem er die Schwellenwerthe des zum Erwachen erforderlichen Reizes mit Hülfe von Schalleindrücken mass. Es ergab sich so, dass die Festigkeit des Schlafes stetigen Aenderungen unterworfen ist. Derselbe vertieft sich anfangs rasch und erreicht schon innerhalb der ersten Stunde nach dem Einschlafen seine Maximaltiefe; von da an verflacht er sich zuerst schnell und dann immer langsamer, so dass er mehrere Stunden vor dem Erwachen merklich unverändert in sehr geringer Festigkeit verharrt. Durch äussere oder innere Reize kann die Tiefe des Schlafs plötzlich vermindert werden: solches hat dann aber stets eine Schwankung nach der entgegengesetzten Richtung, eine rasche Vertiefung, zur Folge. Die vegetativen Functionen, Puls, Athemfrequenz, Verdauung, sind während des Schlafs im Allgemeinen verlangsamt, was auf eine gewisse Betheiligung des verlängerten Markes schliessen lässt. Ueber die Verhältnisse des Gasaustausches im Schlaf vergl. §. 132, 4 **).

*) Wundt, Verhandl. des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg, 1868. (Vorläufige Mittheilung einer grösseren Untersuchung über den Zeitsinn und die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung in den Centralorganen.) Mach, Wiener Sitzungsber. Bd. 51. Vierordt, der Zeitsinn. Tübingen 1868. S. a. meinen Bericht über psychologische Zeitmessungen in der Vierteljahrsschr. f. Psychiatrie, 1867. 1.

**) Kohlschütter, Zeitschr. f. rat. Med. Bd. 17.

§. 214. Functionen des Sympathicus.

Der Sympathicus bildet ein System von Ganglienzellen und Nervenfasern, welches mit dem Hirn und Rückenmark anatomisch und physiologisch in vielfacher Verbindung steht. Die Nervenfasern des Sympathicus gehören in der Regel der schmäleren Kategorie an, und seine Nervenzellen zeigen vielfach einen eigenthümlichen Bau (S. 421 Fig. 59), doch lässt sich noch nicht mit Sicherheit entscheiden, ob diese Unterscheidungsmerkmale überall zutreffen, ob also namentlich alle breiteren Fasern, die im Gebiet des Sympathicus vorkommen, als vom Cerebrospinalsystem herstammend zu betrachten sind. Von dem letzteren lässt sich der Sympathicus physiologisch wie anatomisch nicht scharf sondern. Indem man alle ausserhalb des Cerebrospinalorgans vorkommenden Anhäufungen grauer Substanz mit Ausnahme derjenigen Ganglienzellen, die sich in den peripherischen Sinnesapparaten vorfinden, als die Centralpunkte des Sympathicus betrachtet, ist man zu der Annahme berechtigt, dass 1) alle von sympathischen Ganglien ausgehenden Functionen, die noch erhalten bleiben, nachdem die Verbindungsnerven mit dem Cerebrospinalorgan getrennt sind, als selbständige Functionen des Sympathicus gelten müssen, dass dagegen 2) alle jene Functionen sympathischer Nerven, welche mit der Trennung vom Cerebrospinalorgan aufhören, aufzufassen sind entweder a) als cerebrospinale Functionen, d. h. als solche, die unmittelbar durch beigemengte Cerebrospinalnervenfasern vermittelt werden, oder b) als abhängige Functionen des Sympathicus, d. h. als solche, die durch ein Zusammenwirken sympathischer und cerebrospinaler Elemente zu Stande kommen. Selbstverständlich fallen die unter a bezeichneten Leistungen hier gar nicht in Rücksicht, doch ist es eben wegen der innigen Verbindung des Sympathicus mit dem cerebrospinalen System häufig nicht zu entscheiden, ob eine Erscheinung, die im Gebiet sympathischer Nerven beobachtet wird, durch Zusammenwirken cerebrospinaler und sympathischer Elemente vermittelt oder bloss durch die gewissermassen zufällige Beimengung cerebrospinaler Fasern verursacht ist. In der That würden alle diese Functionen, die nach Durchschneidung der Verbindungsfäden mit dem Cerebrospinalorgan unterbrochen werden, unentschieden lassen ob der Sympathicus ein besonderes, wenn auch vielfach abhängiges Nervensystem bilde, oder ob er als ein Verein cerebrospinaler Nervenstämme zu betrachten sei, welcher letzteren Auffassung namentlich früher manche Physiologen gehuldigt haben.

1) Selbständige Functionen sympathischer Nerven. Nur in wenigen Fällen ist bis jetzt von Theilen des sympathischen Nervensystems aus nach Abtrennung derselben vom Cerebrospinalorgan eine Fortdauer centraler Functionen beobachtet werden. Die wichtigsten hier-

her gehörigen Erscheinungen sind: die nach Abtrennung der Nerven zur Unterkieferdrüse zuerst von Bernard beobachtete Absonderung durch Reflex im Submaxillarganglion (§. 73) und die fortdauernde Innervation des ausgeschnittenen Herzens (§. 117). Eine ähnliche relative Selbständigkeit wie die in der Herzsubstanz gelagerten Ganglien besitzen wahrscheinlich die Ganglien des Darms, der Gefässe, des Uterus u. s. w. Man hat in diesen Fällen, namentlich beim Herzen, meistens eine automatische Innervation von Ganglienzellen aus angenommen; doch lassen sich viele Erscheinungen ebensowohl als Reflexe erklären: eine definitive Entscheidung dieser Frage lässt sich, ehe wir die betreffenden Innervationsvorgänge genauer kennen, nicht erwarten. (Vergl. namentlich das über die Innervation des Herzens und der Gefässe in §. 117 und 122 bemerkte).

2) Abhängige Functionen des Sympathicus. Die oben angeführten Beispiele selbständiger Leistung des Sympathicus sind sämmtlich Bedingungen entnommnn, die den im lebenden Organismus bestehenden nicht völlig entsprechen: in diesem existiren nirgends sympathische Ganglien, die ausser Verbindung gesetzt wären mit dem Cerebrospinalorgan. Es ist daher zu erwarten, dass die aufgeführten Erscheinungen rein sympathischer Innervation durch die in den cerebrospinalen Verbindungszweigen zugeführten Erregungen modificirt werden, ausserdem aber können durch die Einwirkung der letzteren auf sympathische Centren möglicher Weise in diesen überhaupt erst Innervationsvorgänge ausgelöst werden. Unter die erstere Kategorie gehört ohne Zweifel die grössere Zahl sympathischer Nervenwirkungen: ausführlicher haben wir ein derartiges Beispiel des Einwirkens cerebrospinaler auf selbständig sympathische Innervation beim Herzen erörtert, und bei einer grossen Zahl anderer Vorgänge, wie bei der Bewegung des Darms, der Iris, der Gefässe, bei den Drüsenabsonderungen, scheinen ähnliche Verhältnisse obzuwalten, wie dies aus den einzelnen in der Physiologie der Ernährung aufgeführten Thatsachen erhellt. Die cerebrospinale Innervation scheint auf sympathische Centren in doppelter Weise wirken zu können: theils indem sie in diesen in kurzer Zeit gleichsam eine Erregung anhäuft, die dann von den sympathischen Centren aus über eine längere Zeit vertheilt in die von ihnen innervirten Organe abfliesst, theils indem sie in den sympathischen Centren Vorgänge hervorruft, durch welche diese auf die bestehende Erregung eines Muskels oder einer Drüse hemmend einwirken. Auf diese Weise scheinen wenigstens die eigenthümlichen Verhältnisse der Innervation, die wir überall da beobachten, wo cerebrospinale mit sympathischen Nerven in Wechselwirkung treten, am ehesten vorläufig ihre Erklärung zu finden. So hat z. B. nur der unter Mitwirkung sympathischer Centren innervirte Muskel die Eigenschaft auf rasch vorübergehende Erregung durch länger dauernde Contractionen zu antworten, wie dies die Herz-, Gefäss- und Darmbewegungen zeigen.

Ebenso aber kennen wir kein Beispiel von Hemmungsinnervation, die ohne Zwischenschiebung grauer Substanz zu Stande käme: hemmende Vorrichtungen existiren daher theils innerhalb des Cereobrospinalorgans (man denke an die Athmungshemmungen, §. 131, die Reflexhemmung, §. 210) theils aber in den Ganglien des Sympathicus. Auch den in centripetaler Richtung auf sie fortgepflanzten Erregungen scheinen die sympathischen Nervenzellen Widerstände entgegenzusetzen: so beobachten wir, dass schwächere Reize, die z. B. auf den Darm oder auf andere vom Sympathicus versorgte Theile wirken, gar keine Empfindung verursachen; erst wenn der Reiz eine grosse Intensität erreicht, scheint die Erregung die Hemmungsstation der Ganglienzellen passiren zu können, um nun mehr oder weniger heftige Schmerzempfindungen zu bewirken, die aber stets nur sehr unvollkommen localisirt werden. Die Bedeutung des sympathischen Nervengeflechts dürfte sonach wesentlich darin bestehen, dass seine einzelnen Theile als die Adnexa solcher Organe erscheinen, für welche besondere Vorrichtungen entweder zur Vertheilung der Erregungen über eine grössere Zeit oder zur Hemmung gewisser Vorgänge erforderlich sind. Diese beiden Functionen sind aber keine specifischen Attribute der sympathischen Ganglien. Wie sich Hemmungsvorrichtungen innerhalb des Cerebrospinalorgans vorfinden, so hat auch in diesem die graue Substanz vielfach die Eigenschaft, die Dauer der Erregungen zu vergrössern, im höchsten Maass scheint diese Eigenschaft den Centralgebieten des grossen Gehirns verliehen zu sein.

Lange Zeit ist unter den Physiologen die Frage discutirt worden, ob der Sympathicus ein Nervensystem für sich bilde, oder ob er nur ein Geflecht cerebrospinaler Nerven sei. Bidder und Volkmann entschieden sich auf Grund anatomischer Untersuchungen für die Selbständigkeit des Sympathicus, die schmalen Nervenfasern sahen sie als die specifisch sympathischen, die breiteren als cerebrospinale an, eine Unterscheidung, die zwar im allgemeinen zutrifft, sich aber im einzelnen, wie Kölliker nachwies, nicht durchweg bestätigt. Dagegen betrachtete Valentin, der keine Fortsätze an den sympathischen Ganglienzellen nachweisen konnte, diese als blosse Belegungsmassen und fasste desshalb den Sympathicus als einen Cerebrospinalnerven auf. Auch diese Beweisführung ist durch die neueren Ermittelungen über die Structur der Nervenzellen hinfällig geworden. Ein weiteres sinnreiches Mittel die Frage auf anatomischem Wege zu lösen hat ebensowenig zu einem sicheren Ergebnisse geführt. Man durchschnitt nämlich nach dem Vorgang von Budge und Waller die Verbindungsäste zwischen den Spinalnerven und dem Sympathicus. Jeder durchschnittene Nerv atrophirt dann unter den Erscheinungen der Verfettung auf derjenigen Seite des Durchschnitts, die vom Ursprungspunkt des Nerven getrennt ist (§. 162 Anm.). Es atrophiren also nach jenem Versuch im peripherischen Stumpf alle Fasern, die aus dem Rückenmark entspringen, während die in den Ganglien des Sympathicus selbst wurzelnden erhalten bleiben Man findet nun zwar immer einige Fasern atrophirt und andere, wie es scheint die Mehrzahl, erhalten. Dennoch bleibt hiergegen stets der Einwand, die Ganglien seien zwar Ernährungscentren aber keine Innervationscenten. Wir finden uns daher schliesslich auf die physiologische Unter-

suchung angewiesen, die in der That auch allein diese Frage zu entscheiden vermag. Hier scheint uns nun dieselbe durch die oben erörterten Thatsachen in dem Sinne entschieden zu sein, dass der Sympathicus vermöge seiner Durchsetzung mit Ganglien zwar bis zu einem gewissen Grade selbständiger Leistungen fähig ist, dass er aber zugleich abhängig ist von andern Theilen des Nervensystems, ähnlich wie z. B. das Rückenmark, oder wie überhaupt jede mit grauer Substanz durchsetzte Provinz des Nervensystems*).

*) Bidder und Volkmann, die Selbständigkeit des sympathischen Nervensystems, Leipzig 1842. Bernard, leçons sur la physiol. et la patholog. du système nerveux, t. II. Budge, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 3. Schiff, Archiv für physiol. Heilkunde, Bd. 9. Küttner, Dissertat. Dorpat 1854.

Dritter Abschnitt.

Physiologie der Zeugung und Entwicklung.

§. 215. Uebersicht des Gegenstandes.

Die specielle Generationslehre zerfällt in zwei Capitel: in die Physiologie der Zeugungsverrichtungen und in die Physiologie der embryonalen Functionen. Die erstere hat die Reifung und Loslösung der Zeugungsproducte sowie die Acte zu schildern, welche die zur Befruchtung erforderliche Begegnung von Ei und Samen vermitteln; sie hat ferner den Zustand des mütterlichen Organismus während der Entwicklung der Frucht und die Ausstossung derselben nach vollendeter Entwicklung darzustellen. Die Physiologie der embryonalen Functionen beschäftigt sich dagegen mit den Functionen des werdenden Organismus während seiner Entwicklung, sie schildert insbesondere die wichtigsten functionellen Unterschiede des Embryo von dem ausgebildeten Organismus Die eigentliche Entwicklungsgeschichte bildet als Beschreibung der auf einander folgenden Entwicklungszustände einen Theil der Anatomie. Wir beschränken uns desshalb darauf, die Entwicklungserscheinungen, nur so weit es zum Verständniss der physiologischen Erörterung erfordert wird, übersichtlich vorzuführen, ähnlich wie dies auch in den früheren Abschnitten in Bezug auf die anatomischen Vorbegriffe geschehen ist. Einer wirklich physiologischen Erforschung ist die Folge der Entwicklungszustände bis jetzt grossentheils unzugänglich gewesen; so weit Anhaltspunkte dafür vorliegen, haben wir sie schon in der allgemeinen Physiologie verzeichnet.

I. Die Zeugungsverrichtungen.

§. 216. Bau der Zeugungsorgane.

Die Zeugungsorgane des Mannes und des Weibes entwickeln sich von einer vollkommen übereinstimmenden Anlage aus und zeigen daher noch im geschlechtsreifen Zustand eine analoge Bildung. Bei beiden Geschlechtern zerfällt das ganze System der Sexualorgane in die Keimdrüse, in die Leitungswege der Geschlechtsproducte und in die Anhangsapparate dieser Leitungswege, die Begattungsorgane.

Die Keimdrüse des Weibes, der Eierstock, hat den Bau einer folliculären Drüse. Er besteht aus einem ziemlich festen, fibrösen Gewebe, zwischen dem sich einzelne Bälge (folliculа Graafiana) befinden. Die kleinsten dieser Bälge sind nur mikroskopisch sichtbar, die grössten messen bis zu 3'''. Ein jeder Balg besteht 1) aus einer äusseren faserigen Zellgewebsschichte, 2) aus einer weichen, gefässreichen Eigenmembran (ovisaccus nach Barry) und 3) aus einem die Innenfläche auskleidenden körnigen Epithel, das man als Körnermembran (membrana granulosa) bezeichnet. Der Balg ist erfüllt mit einer ziemlich klaren Flüssigkeit, in der sich Eiweisskörnchen und Fetttröpfchen suspendirt finden. An einer bestimmten Stelle der Körnermembran sind die Epithelkörner stärker angehäuft und umgeben hier das Eichen, das die Beschaffenheit des in §. 59 (S. 148) im Allgemeinen beschriebenen Säugethiereies besitzt.

Die Keimdrüse des Mannes, der Hoden, hat den Bau einer tubulösen Drüse. Er besteht aus einer Menge von Röhren, den s. g. Samenkanälchen, deren jedes blind endigt, gegen die Oberfläche knäuelförmig verschlungen ist, mehrfach sich theilt und, indem es durch eine von dem Highmore'schen Körper ausgehende bindegewebige Scheidewand umhüllt wird, ein Hodenläppchen ausmacht. Im Maschenwerk des Highmore'schen Körpers fliessen die Kanälchen in eine kleinere Anzahl zusammen, treten in den Nebenhoden ein, in welchem sie geschlängelt verlaufen, und aus welchem sie in den Samenleiter zusammenmünden. Jedes Samenkanälchen besteht aus einer äussern Bindegewebsschichte, aus einer structurlosen Eigenmembran und aus einer einfachen Epithellage polygonaler Plättchen. Vor dem Eintritt der Geschlechtsreife ist das Lumen des Samenröhrchens mit kleinen hellen Zellen erfüllt, welche den wandständigen ziemlich gleichen, nur eine sphärischere Form besitzen. Indem diese Zellen sich vergrössern, werden sie zu den Keimzellen der Samenelemente. Die Keimzelle entspricht dem Ei. Sie geht zunächst eine Umwandlung ein, welche dem Furchungsprocess des befruchteten Eies ähnlich ist. Es bilden sich nämlich in ihr Tochterzellen.

In diesen verschwindet bald der Kern, sie werden oval und lassen an ihrem einen Ende einen fadenförmigen Fortsatz hervorwachsen: die Zelle selbst wird so zum Kopf, das ausgewachsene Stück zum Schweif des Samenkörperchens. Die fertigen Samenkörperchen liegen zunächst eingerollt in der Samenzelle. Sie werden frei, indem sie sich strecken, und indem so Kopf uud Schweif gleichzeitig die Membran der Samenzelle durchbohren.

Pflüger hat neuerdings die früher schon von Valentin ausgesprochene Ansicht, dass der Eierstock gleich dem Hoden ursprünglich eine tubulöse Drüse sei, durch ausführliche Untersuchungen begründet. Nach ihm besteht der Eierstock immer aus Röhren, deren Lumen nur an den meisten Stellen zu verschwinden pflegt: die Follikel sind die zurückbleibenden und beträchtlich wachsenden Erweiterungen dieser Röhren. Von früh an machen sich zwei Arten von Zellen in den Eischläuchen bemerklich (ähnlich wie in den Samenkanälchen), deren eine später die membrana granulosa bilden, während die andern, die beträchtlich wachsen und häufig spontane Bewegungen zeigen, zu Eiern werden. Die Körnerschichte umgibt nach Pflüger nicht bloss das Ei, sondern ragt auch an einer Stelle durch die Zona pellucida hindurch in den Inhalt hinein, so dass hier also auch am menschlichen Ei eine Mikropyle sich nachweisen lässt. Mehrere Beobachter, wie Spiegelberg, Weismann u. A., haben die Beobachtungen Pflüger's bestätigt, andere, namentlich Grohe und Schroen, haben seiner Auffassung der Entwicklung des Eierstocks und Eies widersprochen. Grohe beschreibt in Uebereinstimmung mit den früheren Untersuchern Bischoff und Barry einen Zellenhaufen als die erste Anlage des künftigen Follikels: in der Mitte dieses Haufens liegt das künftige Ei, und die übrigen Zellen sind die Vorgebilde der membrana granulosa *).

Die Entwicklung der Samenkörperchen ist vorzugsweise durch Kölliker erforscht worden. Dieser Beobachter hat zuerst den Satz aufgestellt, dass alle Samenkörperchen endogen sich entwickeln. Kölliker fasste jedoch die Körperchen innerhalb der Samenzellen als Kerne auf und nach seiner früheren Ansicht sollten die Samenkörperchen erst endogen in den Kernen entstehen. Kölliker selbst wies später nach, dass die Kerne zu Samenkörperchen auswachsen, und durch Reichert und Leukart wurde die Auffassung der genannten Kerne als Tochterzellen begründet**).

Die Leitungswege der Zeugungsproducte zerfallen beim Weibe in die drei Abtheilungen Eileiter, Uterus und Scheide. Jede dieser Abtheilungen besteht aus einem serösen und bindegewebigen Ueberzug, aus einer Muskellage und aus einer Drüsen führenden Schleimhaut. Muskellage und Schleimhaut sind am beträchtlichsten am Uterus, dem Behälter des Eies während seiner Entwicklung. Die contractilen Faserzellen sind am Körper und Grund des Uterus in den verschiedensten Richtungen

*) Pflüger, über die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, Leipzig 1862. Grohe, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 26.

**) Kölliker, Gewebelehre, 5. Aufl.

angeordnet, an seinem Ausgang, dem Muttermund, bilden sie eine kreisförmige Lage (den sphincter uteri). Die schlauchförmigen Uterindrüsen stehen dicht gedrängt in der Schleimhaut und münden auf ihr mit feinen Oeffnungen. Am Eingang der Scheide, in die sich das Secret theils der in ihrer eigenen Schleimhaut befindlichen Schleimdrüsen theils der Bartholini'schen Drüsen ergiesst, befindet sich sich die Clitoris (der Kitzler), das Analogon des männlichen Penis und wie dieser aus einem Schwellgewebe bestehend. Der Eingang zu den Leitungswegen wird verdeckt durch die grossen und kleinen Schamlippen. Beim Manne sind die Leitungswege die beiden Samenleiter. Diese verhalten sich wie einfache Drüsenausführungsgänge, sie sind nicht getrennt von ihren Drüsen wie die Eileiter, und sie zeigen keine muskulösen und drüsenreichen Erweiterungen. Dagegen ist ihnen eine grössere Zahl accessorischer Drüsen beigegeben, nämlich die Samenblasen, die Vorsteherdrüsen, das Vorsteherdrüsenbläschen und die den Bartholini'schen Drüsen des Weibes entsprechenden Cowper'schen Drüsen. Die Samenausführungsgänge münden im hintern von der Vorsteherdrüse umgebenen Theil der Harnröhre unmittelbar vor einem Vorsprung, dem s. g. Samenhügel. Die Ueberführung des Samens in die weiblichen Geschlechtswerkzeuge wird vermittelt durch das die Harnröhre umgebende erectile Organ, die Ruthe (penis). Die Ruthe besteht aus drei Schwellkörpern (den zwei corpora cavernosa penis und dem corp. cav. urethrae), deren unterer, der Harnröhrenschwellkörper, an seinem vordern Ende die oberen, die Ruthenschwellkörper, überragt, indem er hier in eine kegelförmige Verdickung, die Eichel, ausläuft. Jeder Schwellkörper besteht aus einem von einer Faserhaut umschlossenen Netzwerk sich durchkreuzender Balken eines festen fibrösen mit glatten Muskelfasern untermengten Gewebes. Es wird so ein Maschenwerk mit einander communicirender Hohlräume gebildet, welche von venösem Blute erfüllt sind. In den Wurzelu der Schwellkörper befinden sich rankenartig gewundene Arterien, welche plötzlich in feine Reiser sich auflösen, die in den Venensinus endigen. Von diesen Arterien aus werden die Venenräume mehr oder weniger gefüllt, je nachdem die Muskelfasern des Balkennetzes erschlaffen oder sich contrahiren. Von dieser Eigenthümlichkeit der Circulation in den Schwellkörpern sind, wie wir unten sehen werden, die Erscheinungen der Erection und Erschlaffung des Penis abhängig.

§. 217. Reifung und Lösung der Geschlechtsproducte.

Die Reifung der Geschlechtsproducte, der Eier und Samenelemente, bezeichnet die Zeit, in welcher der Organismus zur geschlechtlichen Vermehrung befähigt wird. Man bezeichnet diese Zeit als die Pubertät oder Geschlechtsreife. Die Pubertät des Knaben fällt zwischen das 15. und 18., die des Mädchens zwischen das 14. und 15. Lebensjahr.

Nach einer gewissen Zeit verschwindet die Zeugungsfähigkeit wieder, beim Weib zwischen dem 45. und 50., beim Manne meistens erst zwischen dem 60. und 70. Lebensjahr.

Von der Zeit der Pubertät an wiederholt sich die Reifung und der Austritt der Zeugungsproducte regelmässig zu bestimmten Zeiten. Diese Periodicität ist im Allgemeinen schärfer ausgesprochen bei den weiblichen Thieren; bei vielen Säugethieren und beim Menschen ist sie in Bezug auf das männliche Geschlecht gänzlich verwischt, wenn gleich auch hier Ab- und Zunahmen in der Thätigkeit der Geschlechtsdrüsen sich finden. Man bezeichnet die Reihe von Erscheinungen, von welchen die spontane Lösung der Zeugungsproducte begleitet ist, bei den Thieren als Brunst, beim menschlichen Weibe als Menstruation. Die Erscheinungen der Brunst und Menstruation sind theils innere theils äussere. Die inneren Veränderungen betreffen hauptsächlich die Keimdrüsen. Die Samenkanälchen des Hodens dehnen sich bei herannahender Brunst aus, die ihren Inhalt bildenden Zellen erweitern sich zu den Keimzellen der Samenelemente. Aehnlich schwellen die Eierstöcke an. Die zuvor noch kleinen Eier reifen allmälig, die Follikel, welche diese reifenden Eier enthalten, vergrössern sich und treten wahrscheinlich in Folge des Drucks, welche die in ihnen sich ansammelnde Flüssigkeit ausübt, an die Oberfläche des Eierstocks. Ist das Ei vollständig reif, so platzt der Follikel, und das Ei fällt in den Eileiter. Nach dem Bersten des Follikels ziehen sich dessen elastische Wände stark zusammen, hauptsächlich hierdurch tritt das Ei aus. Immer bezeichnet der Austritt eines oder mehrerer Eier den Höhepunkt der Brunst oder Menstruation. Sogleich nachher beginnt der Eierstock wieder abzuschwellen. Der geplatzte Follikel heilt allmälig durch eine Art Granulationsprocess und bildet im Verlauf desselben den so genannten gelben Körper (corpus luteum). Die Wandung des Follikels schwillt an und bedeckt sich an ihrer Innenfläche mit Granulationen, die, wenn sie stark sind, als zackenförmige Erhabenheiten hervorragen. Diese Granulationen sind eine Wucherung unreifen Bindegewebes, sie bestehen aus Zellen und sind von zahlreichen Gefässen durchzogen. So oft eine Schwangerschaft nach dem Austritt des Eies erfolgt, erreichen die Granulationen unter dem Einfluss des während der Schwangerschaft stattfindenden erhöhten Blutzuflusses zu den Zeugungsorganen eine viel grössere Mächtigkeit als gewöhnlich. Dies ist besonders auffallend beim menschlichen Weibe, bei welchem man desshalb zwei verschiedene Formen gelber Körper, falsche und wahre gelbe Körper, unterschieden hat. Die letzteren sind diejenigen, bei welchen das ausgetretene Ei befruchtet wurde und zur Entstehung einer Schwangerschaft Veranlassung gegeben hat. Allmälig schrumpft der gelbe Körper wieder, und es bleibt zuletzt nur eine Narbe zurück. Die falschen gelben Körper sind schon nach 4 Wochen auf 4—5''' geschwunden und nach mehreren Monaten kaum mehr erkennbar. Die wahren

gelben Körper dauern dagegen bis über die Mitte der Schwangerschaft hinaus, sie sind selbst zur Zeit der Geburt noch 3—5''' gross, und ihre Spuren sind noch nach Jahren zu erkennen. Die Veränderungen der Leitungswege während der Brunstzeit betreffen hauptsächlich die weiblichen Organe, und unter ihnen wieder vorzugsweise den Uterus. Die sämmtlichen Gewebsschichten des letztern verdicken sich, die Muskelschichte durch Neubildung von Muskelelementen, die Schleimhaut durch Vergrösserung der eingebetteten Schlauchdrüsen. Das Epithel der Schleimhaut wird abgestossen, indem gleichzeitig kleine Blutgefässe bersten. Es entsteht hierdurch die Brunst- und Menstrualabsonderung, die beim menschlichen Weibe besonders reichlich und blutuntermengt ist, daher sie hier als Menstrualfluss oder Menstrualblutung bezeichnet wird. Der Menstrualfluss ist die hauptsächlichste äussere Erscheinung der Menstruation. Die Menge der abgesonderten Flüssigkeit ist individuell sehr verschieden, gewöhnlich beträgt sie 100—200 Grm. Das Menstrualblut enthält alle wesentlichen Bestandtheile des normalen Blutes, namentlich auch Faserstoff, und es hat speciell die Eigenschaften des venösen Blutes, nur wird durch den beigemengten alkalischen Schleim sein Gerinnungsvermögen beträchtlich verringert. Eine Menstruation erfolgt nie ohne gleichzeitiges Reifen eines Eichens und Follikels, wohl aber kann es zuweilen geschehen, dass der Follikel nicht platzt, wo dann das Ei aufgelöst und allmälig resorbirt wird. Die Menstruation tritt in ziemlich regelmässigen, bei den einzelnen Individuen nur wenig von einander abweichenden Zwischenräumen ein. Im Mittel beträgt die Periode der Wiederkehr 28 Tage. Diese Zahl ist eine Constante der menschlichen Art, deren Zusammentreffen mit der Dauer des Mondsmonats ein rein zufälliges ist, wie schon daraus hervorgeht, dass die Menstruationen der verschiedenen Frauen auf alle Tage im Monat vertheilt sind.

Der Eintritt der Pubertät zeigt nach Rasse und Individuum sehr beträchtliche Schwankungen, deren Ursachen nur zum Theil ermittelt sind. So verzögern Entbehrungen und körperliche Anstrengungen die Geschlechtsreife, in den Städten stellt sich dieselbe früher ein als auf dem Lande, in den höheren Ständen früher als unter den niederen Volksklassen. In den tropischen Gegenden erfolgt im Allgemeinen der Eintritt der Pubertät früher als in den arktischen Ländern, doch scheint der Einfluss des Klimas nicht so bedeutend zu sein, als man früher annahm. In unsern Gegenden stellt sich nach den statistischen Ermittelungen Hecker's die erste Menstruation in 50 proc. aller Fälle zwischen dem 16. und 18. Jahr ein, die übrigen 50 proc. vertheilen sich zwischen dem 10. und 25. Lebensjahr. Die Pubertät des Menschen fällt hiernach im Vergleich mit den meisten übrigen Säugethieren, bei denen sie im 1. bis 4. Jahr einzutreten pflegt, auffallend spät.

Man nahm früher an, dass beim Menschen und auch bei den Säugethieren die Eier erst unter der Einwirkung des Samens, also in Folge der Begattung, zur Lösung gelangten. Die Menstruation aber hielt man für eine Einrichtung,

durch welche der menschliche Körper vor der Brunst sich schütze, in ihr sollte der Organismus von einer schädlichen Materie sich reinigen, daher der Ausdruck „Reinigung". Die Ansicht, dass die Menstruation das Analogon der Brunst sei, und dass nur während der Brunst oder Menstruation Eier reifen und sich lösen, wurde zuerst von mehreren englischen Gelehrten aufgestellt und dann namentlich von Bischoff vertheidigt. Der Beweis für diese Ansicht liegt darin, dass viele Erscheinungen der Brunst und Menstruation übereinstimmen. Namentlich fehlt der Bluterguss bei vielen Säugethieren (besonders den Raubthieren) nicht, und eine förmliche Menstrualblutung findet nach Neubert bei den Affen der alten Welt statt. Ebenso wenig kann der häufige Eintritt der Menstruation, während die Brunst meistens nur 1- bis 2mal im Jahre erfolgt, als Gegengrund angeführt werden. Bei unseren Hausthieren ist, ohne Zweifel in Folge der Zähmung, ebenfalls der Eintritt der Brunst gehäuft und werden dadurch die Erscheinungen derselben gemildert. Der Mensch ist auch in dieser Beziehung selber ein Hausthier. Dazu kommt endlich die Thatsache, dass bei jeder Menstruation, ebenso wie bei der Brunst, in der Regel ein Ei gelöst wird. Diese Lösung sah Bischoff als das eigentliche Ziel der Menstruation und der Brunst an, während er die Congestion des Uterus nur als eine die Reifung des Follikels begleitende Erscheinung betrachtete. Pflüger hat nun darauf hingewiesen, dass ein nothwendiger Zusammenhang zwischen Eilösung und Menstruation, wie er hiernach vorausgesetzt werden müsste, nicht besteht, da doch öfter eine Menstruation ohne nachweisbares corpus luteum stattfindet; er hat daher eine andere Vermuthung über das Wesen der Menstruation entwickelt. Pflüger weist nämlich darauf hin, dass die Oberflächen pflanzlicher oder thierischer Gewebe verwundet werden müssen, wenn sie mit einander verheilen sollen. Man denke an das Inoculiren der Pflanzen, an das Anfrischen von Haut- und Schleimhauträndern in der operativen Chirurgie. Die Bedeutung der Menstruation könnte nun möglicher Weise darin bestehen, dass sie gewissermassen ein Inoculationsschnitt der Natur zur Anheftung des losgelösten Eichens ist. Für diese sehr ansprechende Hypothese führt Pflüger an, dass die Menstruation gerade bei denjenigen Thieren beobachtet wurde, bei welchen die Verbindung der Mutter mit der Frucht am festesten ist, und dass bei der Kuh zur Zeit der Brunst der Bluterguss nur aus den uterinen Cotyledonen erfolgt, wo die Anheftung geschieht. Das Zusammenfallen der Eilösung mit der Uterinblutung und das rhythmische Auftreten beider Erscheinungen weist aber auf das Nervensystem als deren gemeinsame Ursache hin. Hier liegt es nun am nächsten, das Reflexprincip zur Erklärung herbeizuziehen. Die Reifung der Eier im Ovarium erzeugt reflectorisch eine Congestion im Eierstock und Eileiter, wodurch das Wachsthum der Graaf'schen Follikel, ihr endliches Platzen und die Uterinblutung verursacht wird. Die Periodicität rührt davon her, dass die schwache Erregung der Ovarialnerven eine gewisse Zeit wirken muss, ehe sie vom Rückenmark aus jene Vorgänge auslöst, nach welchen zunächst wieder Ruhe eintritt. Die Langsamkeit dieser Wirkung ist, wie wir in der Physiologie der Centralorgane gesehen haben, durchaus nicht ohne Analogieen *).

*) Bischoff, Beweis der von der Begattung unabhängigen periodischen Reifung etc. Giessen 1844. Leukart, Art. Zeugung in Wagner's Handwörterb. Bd. 4. Pflüger, Untersuchungen aus dem Bonner Laboratorium, 1865.

§. 218. Begattung und Befruchtung.

Die Befruchtung besteht in der Einwirkung der männlichen auf die weiblichen Zeugungsstoffe. Die Vorgänge, welche die Begegnung der beiderlei Zeugungsstoffe ermöglichen, nennt man Begattung.

Die Befruchtung der Eier setzt, wie schon Spallanzani nachgewiesen hat, die Einwirkung der beweglichen Samenkörperchen voraus. Der Inhalt des unentwickelten Hodens bleibt wirkungslos, regungslos gewordene Samenkörperchen haben ihre Wirkung eingebüsst, ebenso hat die Samenflüssigkeit nach Abfiltrirung von den Samenkörperchen keinen befruchtenden Erfolg. Anderseits muss auch das Ei, wenn es fähig sein soll befruchtet zu werden, sowohl seine Reife erlangt als seine Integrität bewahrt haben. Nach der Lösung des Eies geht sehr schnell dessen Entwicklungsfähigkeit verloren. Die Zahl der Samenkörperchen, die zur Befruchtung eines Eies erfordert wird, ist jedenfalls eine sehr geringe, Prévost und Dumas fanden, dass beim Frosch 225 Samenkörperchen 61 Eier befruchteten; wenn man nun erwägt, dass dabei jedenfalls nicht alle Samenelemente wirklich in befruchtenden Contact mit den Eiern geriethen, so steht zu vermuthen, dass ein einziges Samenkörperchen zur Befruchtung eines Eies genügen könne. Ebenso ist die Zeit, die zur befruchtenden Einwirkung erfordert wird, eine sehr kurze. Newport setzte Salpeterlösung, welche momentan die Beweglichkeit der Samenfäden aufhebt, zu vorher mit Samen vermengten Froscheiern. Es zeigte sich, dass die Befruchtung noch eintrat, wenn eine fast verschwindende Zeit für die Einwirkung der Samenfäden gelassen war, doch fand dabei selten eine vollständige Entwicklung des Embryo statt. Die wesentliche Bedingung der Befruchtung ist höchst wahrscheinlich das Eindringen der Samenkörperchen in den Eiinhalt, das in den verschiedensten Wirbelthierklassen nachgewiesen werden konnte. Dieses Eindringen geschieht durch den in das Innere des Eies führenden Kanal, die Mikropyle, und es wird wesentlich durch die Beweglichkeit der Samenelemente ermöglicht. Nachdem diese letzteren in das Ei eingedrungen sind, verlieren sie sehr schnell ihre Beweglichkeit und lösen im Dotter sich auf. Normaler Weise geschieht die Befruchtung des Eies nur in der Uterushöhle. Die Zeit, welche das Ei von seiner Lösung bis zum Eintritt in dieselbe braucht, schwankt beim Menschen nach den Beobachtungen von Sims zwischen 2 und 10 Tagen.

Die Grundlage der jetzigen Befruchtungslehre wurde schon durch Spallanzani's Versuche gewonnen, welche den unumstösslichen Beweis lieferten, dass die Samenkörperchen das befruchtende Element seien, und dass der Contact derselben mit dem Ei zur Befruchtung unerlässlich sei. Zugleich erwies er, dass die begleitenden Vorgänge der Begattung hinwegfallen können, indem er weiblichen Thieren in der Brunstzeit Samen injicirte und Befruchtung eintreten

sah. Denselben Versuch hat neuerdings Sims beim menschlichen Weibe mit Erfolg ausgeführt. Ein Schritt weiter geschah durch die Entdeckung des Eindringens der Samenfäden in das Ei. Der Erste, der im Kaninchenei Samenfäden auffand, war Barry. Aber da noch keine Wege durch die Dotterhaut in das Ei nachgewiesen waren, so hielt man seine Beobachtungen für Täuschungen. Erst später bestätigte Bischoff beim Frosch- und Kaninchenei das Eindringen der Samenfäden in den Dotter. Gleichzeitig wurde in einer Reihe von Thierklassen durch die Bemühungen von Keber (bei denen übrigens vielfache Irrthümer mit unterliefen), J. Müller, Leukart, Meissner u. A. die Mikropyle entdeckt. Der Nachweis dieses Eizugangs wurde bis auf die neueste Zeit am Säugethierei noch vermisst, denn die Angaben von Barry und Keber über das Kaninchenei waren theils unzuverlässig theils sicher unrichtig. Erst Pflüger scheint die wirkliche Mikropyle des Säugethiereies ermittelt zu haben (vgl. §. 216). Eine Theorie oder auch nur irgend begründete Hypothesen über die Natur der Vorgänge, durch welche die Samenelemente nach ihrem Eindringen in den Dotter in diesem den Entwicklungsprocess anregen, besitzen wir nicht. Nach Meissner's Beobachtungen an den Eiern der Ascariden zerfallen die Samenkörperchen im Innern des Dotters ganz in derselben Weise, wie sie auch ausserhalb zerfallen würden. Nimmt man hierzu die von Newport am Froschei angestellten Versuche, wornach ein verschwindend kurzer Contact der Samenkörperchen mit dem Eiinhalt erforderlich ist, so wird man zu der Ansicht geführt, dass das Samenkörperchen bei seiner allerersten Begegnung mit dem Dotter die befruchtende Kraft ausübe.

Geschieht die Befruchtung nicht innerhalb der Gebärmutter sondern im Eileiter oder in der Unterleibshöhle, so entsteht eine Extrauterinschwangerschaft (Ovarial- oder Abdominalschwangerschaft). Gewöhnlich wandert hierbei das Ei vom Eierstock der einen zum Eileiter der entgegengesetzten Seite; diese Ueberwanderung kann, wie Kussmaul durch Sammlung mehrerer Fälle gezeigt hat, sowohl durch die Unterleibshöhle wie durch die Uterinhöhle hindurch stattfinden *).

Die Hauptbedingung der Begattung ist die Erection des männlichen Begattungsgliedes. Diese besteht in einer beträchtlichen Volum- und Härtezunahme, in Folge deren der Penis sich aufrichtet. Bei dem Act der Begattung wird aus den weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen eine einzige Leitungsröhre gebildet, die von den Oeffnungen der Samenausspritzungscanäle an durch den in Folge der Erection erweiterten vordern Abschnitt der männlichen Harnröhre bis zu dem gleichfalls reflectorisch erweiterten Muttermund, der meist vom vordern Ende des Gliedes, der Eichel, berührt wird, sich erstreckt. Die Wurzel des Penis wird hierbei fest von der erigirten Clitoris umfasst. Vorzugsweise durch den Druck, den die beiden Erectionsorgane auf einander ausüben,

*) Leukart, Art. Zeugung. Bischoff, Bestätigung des Eindringens der Spermat. in das Ei, Giessen 1854. Meissner, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. 6. Sims, Klinik der Gebärmutterchirurgie, deutsch von Beigel, Erlangen 1869. Kussmaul, Mangel, Verkümmerung u. s. w. der Gebärmutter, Würzburg 1859.

werden sowohl beim Manne als beim Weibe, namentlich beim ersteren, gewisse Reflexbewegungen veranlasst, welche die Ejaculation des Samens und seine Weiterleitung vermitteln. Die glatten Muskeln in den Wänden der Samenleiter und Samenblasen gerathen in peristaltische Contractionen und befördern dadurch den Samen in die Harnröhre, aus welcher er durch rhythmische Contractionen der an die Schwellkörper sich ansetzenden Muskeln (musculi ischio- und bulbo-cavernosi) ausgetrieben wird.

Die Schwellung der erectilen Organe der Geschlechtswerkzeuge, des Penis und der Clitoris, kommt durch eine Bluterfüllung des dieselben zusammensetzenden Maschengewebes zu Stande. Indem die Hohlräume ausgefüllt und ihre Wandungen gedehnt werden, nimmt das ganze Glied beträchtlich an Volum zu und wird steif. Da die Haut auf dem Rücken des Gliedes ziemlich straff ausgespannt ist, so muss in Folge der Volumzunahme der Penis sich aufrichten, indem er zugleich jene gegen die Bauchfläche etwas concave Form annimmt, welche der Form des Scheidencanals entspricht. Dass die Erweiterung der Maschenräume des Penis und der Clitoris Ursache der Erection ist, beweist schon die Thatsache, dass man am Leichnam durch Injection der Maschenräume von den Gefässen aus Erection hervorbringen kann. Beim Lebenden ist die Bluterfüllung wahrscheinlich eine passive, bedingt durch den Nachlass der Spannung theils der Gefässmuskeln theils jener glatten Muskelfasern, welche in den Balken der cavernösen Körper sich vorfinden. Eckhard wies nach, dass die Reizung einiger Nerven (nervi erigentes), welche aus dem Hüftgeflecht in das Beckengeflecht übergehen und dann sich zu den cavernösen Körpern begeben, direct diese Bluterfüllung zu Stande bringt, und Lovén beobachtete, dass bei diesem Versuch die kleinen Arterienäste der Schwellkörper sich erweitern. Die Wirkung, durch die dies geschieht, muss wahrscheinlich als eine Hemmungswirkung aufgefasst werden. Bei der Begattung geschieht die Erection ohne Zweifel durch eine Reflexhemmung, indem die Reizung der zum Rückenmark sich begebenden sensibeln Nerven des Penis reflectorisch die Erregung jener Hemmungsnerven veranlasst. Der ganze Act der Begattung setzt sich übrigens aus einer grossen Zahl von Reflexen, sowohl von Reflexbewegungen als wahrscheinlich von Reflexhemmungen, zusammen. Hieraus erklärt sich die Erschöpfung des Nervensystems, namentlich des Rückenmarks, welche der Act der Begattung, vorzugsweise beim Manne, zur Folge hat.

Man hat früher das Phänomen der durch die Bluterfüllung der cavernösen Körper bedingten Erection meist aus einer Action der musculi ischiocavernosi oder bulbocavernosi abgeleitet. Nach C. Krause wird durch die ersteren der Penis an die absteigenden Schambeinäste gepresst und dadurch die vena dorsalis penis comprimirt, nach Kobelt geschieht die Compression dieser Vene sowie der venae bulbosae unmittelbar durch die Zusammenziehung des musc. bulbo-

cavernosi, deren Sehne die ganze Harnröhrenzwiebel umfasst. Dies Erklärungen werden schon durch die Thatsache widerlegt, dass die Wirkung beider Muskelpaare von unserm Willen abhängig ist, während die Erection ein unwillkürlicher Act ist; ausserdem kann man durch locales Galvanisiren der genannten Muskeln keine Erection hervorrufen. Kölliker gerieth in Folge der von ihm gemachten Entdeckung glatter Muskelfasern in den Wandungen der Maschenräume auf den Gedanken, es möchte der Act der Erection mehr eine passive Stauung sein, bedingt durch einen Nachlass des Tonus in jenen Muskelfasern. Durch die Eckhard'schen Versuche wurde dann der Einfluss der Innervation auf den Erectionsvorgang dargethan, die eigentliche Ursache der Bluterfüllung liessen aber dieselben noch unbestimmt. Nach den Beobachtungen von Lovén kann es kaum mehr zweifelhaft sein, dass wir es auch hier wieder mit einer Gefässinnervation, und zwar mit einer Gefässhemmung zu thun haben. Vergl. § 122*).

§. 219. Schwangerschaft und Geburt.

Der Eintritt der Schwangerschaft ist durch keine sichern Symptome gekennzeichnet. Erst im Verlauf verräth sich dieselbe durch das Ausbleiben der Menstruation, durch das Wachsen der Milchdrüsen, und manchmal ausserdem durch krankhafte Allgemeinerscheinungen. Keines dieser Symptome ist jedoch constant, auch die Menstrualblutung tritt zuweilen in den ersten Monaten noch ein. Die Ursachen der genannten Schwangerschaftserscheinungen sind zum Theil dunkel. Das Ausbleiben der Menstruation erklärt man daraus, dass der Blutzufluss zu den Genitalien vorwiegend auf die Ernährung des Eies verwendet werde. Manche andere Erscheinungen, wie Erbrechen, Störungen der Circulation und Verdauung, lassen sich aus dem mechanischen Druck, welchen der sich ausdehnende Uterus ausübt, ableiten. Die normale Dauer der Schwangerschaft beträgt 280 Tage (10 Mondsmonate), doch kann die Dauer sowohl eine etwas längere als eine kürzere sein, selbst bei einer Verkürzung dieser Zeit um 2 Monate ist das Kind meistens noch lebensfähig.

Die Geburt kündigt sich an durch den Eintritt der Wehen, meist in regelmässigen Pausen auftretender Contractionen des Uterus, die mit schmerzhaften Empfindungen verbunden sind. Durch diese Contractionen wird der Inhalt des Uterus, das Ei, gegen den Muttermund hin gedrängt. Der Mutterhals verkürzt sich und der Muttermund erweitert sich. Die Eihäute treten als prall gespannte Blase vor den Muttermund: diese Blase platzt endlich, worauf das Fruchtwasser abfliesst und der voranliegende Kindestheil, meist der Kopf, und dann das ganze übrige Kind aus dem

*) Kobelt, die Wollustorgane, Freiburg 1844. Kölliker, Verhandlungen der Würzburger Gesellschaft, 1851. Eckhard, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Bd. 2. Lovén, Berichte der sächs. Ges. 1866.

Uterus ausgestossen wird. Indem der Uterus in seinen Contractionen fortfährt, löst sich die Placenta von der Gebärmutterwandung ab und wird gleichfalls ausgestossen, die s. g Nachgeburt.

Nach vollendeter Geburt ist die ganze ihrer Schleimhaut beraubte Innenfläche des Uterus eine Wundfläche, die zuerst blutiges, später eiteriges und zuletzt seröses Exsudat (die Lochien) aussondert und während dessen allmälig heilt, indem sich die verlorene Schleimhaut wieder ersetzt.

Die Bewegungen des Uterus bei der Geburt geschehen nach dem Modus der Bewegungen aller Organe mit glatten Muskelfasern. Die Bewegung geht peristaltisch von der Vagina und dem Cervix uteri auf den Uteruskörper über, an welchem sich dicht über dem Fötus eine tiefe Einschnürung bildet. Centralorgan für die Bewegungen des Uterus ist nach Budge und Valentin das kleine Gehirn. Reizung desselben ruft, wie Spiegelberg bestätigt hat, immer Uteruscontractionen hervor. Ausserdem können, wie Letzterer gemeinsam mit Schiff fand, vom Rückenmark, namentlich dem Lenden- und Sacraltheil desselben, aus entweder Uteruscontractionen hervorgerufen oder auch schon bestehende Contractionen gehemmt werden. Schiff erklärt dies aus seiner Hypothese, dass die so genannte Hemmung immer auf Erschöpfung beruhe. Doch könnte man offenbar auch vermuthen, dass zweierlei Fasern, hemmende und erregende, sich vom Rückenmark zum Uterus begeben. Die Bahnen, auf welchen sowohl vom Cerebellum als vom Rückenmark aus die Innervation zum Uterus geleitet wird, liegen wahrscheinlich in den Verbindungen des Bauchgrenzstrangs mit dem Rückenmark und dann in den Sacralnerven. Die Angabe von Kilian, dass Reizung des Vagus erregend auf den Uterus wirke, konnte Spiegelberg nicht bestätigen. Die zuweilen bei solcher Reizung allerdings eintretenden Uteruscontractionen erklärt er aus der in Folge des Herzstillstandes eintretenden Blutstockung. Die letztere soll leicht die Uterusbewegungen hervorrufen, und Spiegelberg ist geneigt, auch die Geburtswehen nicht aus einer Innervation durch die erwähnten Centralorgane sondern aus einer localen Circulationsstörung abzuleiten *).

Eine ausführlichere Darstellung der Physiologie der Schwangerschaft und der Geburt gibt die theoretische Geburtshülfe.

II. Die Functionen des Embryo.

§. 220. Entwickelung des Eies.

1) Erste Veränderungen des befruchteten Eies. Eine der ersten Veränderungen, welche das Ei nach der Befruchtung erfährt, pflegt das Verschwinden des Keimbläschens zu sein. Doch ist dies, wie es scheint, ein mehr zufälliges als für die Entwicklung wesentliches Ereigniss, da einerseits das Keimbläschen nach einiger Zeit auch dann

*) Spiegelberg, Zeitschr. f. rat. Med., 3. R. Bd. 2.

verschwindet, wenn keine Befruchtung eingetreten ist, und da es anderseits bei gewissen Thieren noch sichtbar bleibt, nachdem die ersten Entwickelungsveränderungen schon eingetreten sind. Gewöhnlich beginnt kurz nach dem Verschwinden des Keimbläschens der Furchungsprocess des Eies, ein endogener Zellenbildungsprocess, welcher als unmittelbare Folge der Befruchtung zu betrachten ist, und welcher, wie früher (§. 59) bemerkt, beim Säugethierei in der Form der totalen Furchung, d. h. an der ganzen Masse des Dotters, vor sich geht. Es entsteht zunächst an Stelle des Keimbläschens ein Kern, der sich theilt, und von dem jede Hälfte eine Hälfte des Dotters um sich sammelt. Der Furchungsprocess schreitet regelmässig nach dem Princip der Zweitheilung vorwärts, der Dotter theilt sich nämlich in zwei Furchungskugeln, jede dieser wieder in zwei, u. s. f. (Fig. 135 A und B die zwei

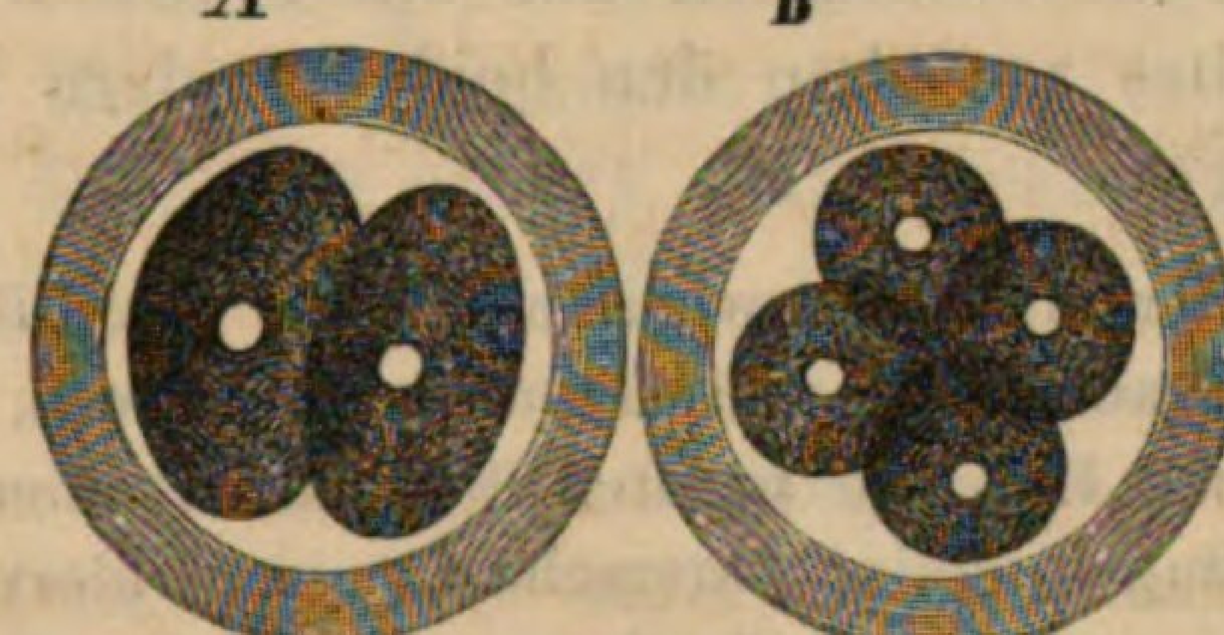


Fig. 135.

ersten Stadien der Furchung). Die Furchungskugeln sind Bruchstücke des Dotters, sie bestehen wie dieser aus einer körnigen Masse, und jede besitzt einen lichten Kern, aber keine Membran. Erst nachdem der Dotter schon in eine beträchtliche Anzahl von Furchungskugeln zerfallen ist, beginnt an der Peripherie des Eies der Theilungsprocess rascher vor sich zu gehen als im Centrum. Nach einiger Zeit ist daher das ganze Ei in einen Zellenhaufen verwandelt, der aus einer Rindenschicht kleinerer und aus einer centralen Masse grösserer Zellen besteht. Zugleich beginnt das Ei als ganzes rascher zu wachsen. Es entsteht daher ein Hohlraum im Innern desselben: die bisher solide Kugel wird zu einer Blase (Fig. 136), die aus einer Schichte polygonaler Zellen, der letzten Umwandlungsproducte der peripherischen Furchungskugeln, besteht, und an deren Innenfläche an einer beschränkten Stelle sich eine Anhäufung von grösseren, dem ursprünglichen Zustand der Furchungskugeln näher gebliebenen Zellen (f) befindet. Man nennt diese Blase die Keimblase, die Zellenanhäufung an einer Stelle ihrer Peripherie den Fruchthof. Aussen ist die Keimblase noch immer von der ursprünglichen Dotterhaut, der Zona pellucida (z), überzogen. Auf dieser entstehen, während die Keimblase

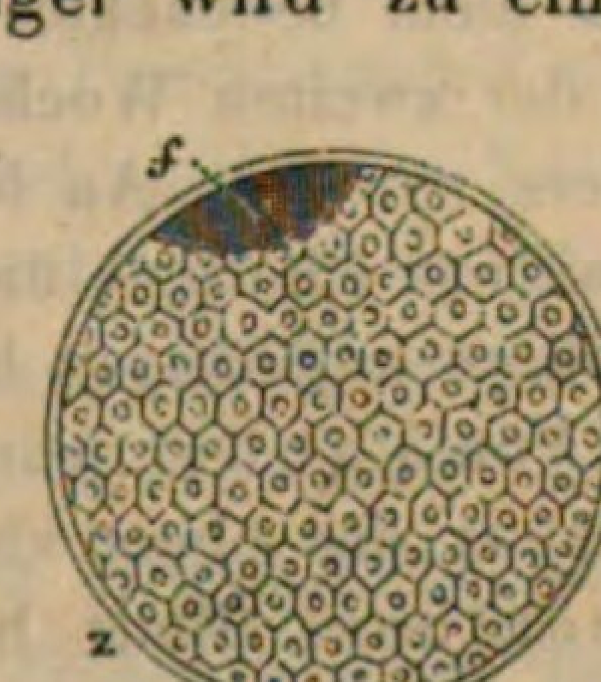


Fig. 136.

sich bildet, kleine zottige Hervorragungen; übrigens bleiben die Zotten wie die ganze Haut structur- und gefässlos. Diese umgewandelte Zona wird als **äussere Eihaut** oder auch als **primitive Zottenhaut** (Chorion primitivum) bezeichnet (ch Fig 137). Von dem Fruchthof aus beginnt nun eine Scheidung der Keimblase, wodurch dieselbe sich allmälig in *zwei* in einander geschachtelte Bläschen verwandelt. Man bezeichnet diese zwei Bläschen als die beiden Blätter der Keimblase und nennt das äussere Bläschen das **animale**, das innere Bläschen das **vegetative** Blatt (a und v, Fig. 137). Das zweite dieser Blätter spaltet sich in der Gegend des Fruchthofs noch einmal, so dass die Keimblase nun an dieser Stelle *drei* Schichten besitzt. Man nennt dieses anfänglich auf die Stelle des Fruchthofs beschränkte Blatt, welches zwischen den beiden andern in der Mitte liegt, das **Gefässblatt** (g).

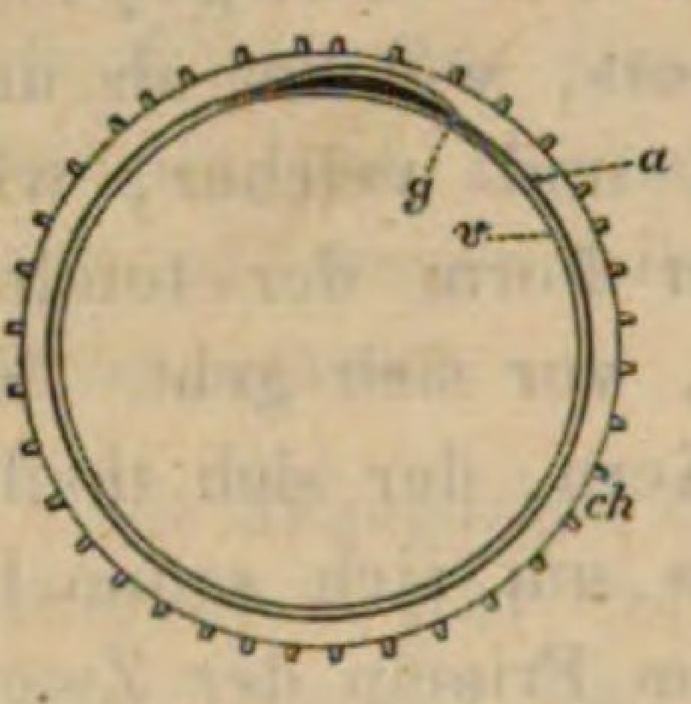


Fig. 137.

Obige Darstellung der ersten Entwicklungsstufen des Eies ist vorzugsweise den Beobachtungen am Kaninchen- und Hundeei entnommen, mit denen die Entwicklung des menschlichen Eies am meisten übereinzustimmen scheint. Die Entwicklung der übrigen Säugethiereier unterscheidet sich hiervon theils in Bezug auf das Vorkommen des primitiven Chorions, das z. B. dem Reh- und Meerschweinchenei fehlt, theils in Bezug auf das relative Wachsthum der beiden Hauptblätter der Keimblase; so wächst z. B. am Rehei das äussere Blatt sehr in die Länge, während das innere Blatt ein kleines rundes Bläschen bleibt; zugleich haben aber in diesem Fall, wie die spätere Entwickelung zeigt, die Blätter ein umgekehrtes Lageverhältniss, indem das äussere als vegetatives, das innere als animales Blatt functionirt. Der Ausdruck *Blätter* für die Schichten der Keimblase rührt von den Eiern mit partieller Dotterfurchung her, bei welchen die ganze Schichtenbildung nur an der Stelle des Bildungsdotters vor sich geht, und wo daher die Schichten als kreisförmige Blätter über einander liegen. Was das Wachsthum des Eies betrifft, so beginnt beim Kaninchenei die Bildung des Fruchthofes schon bei einer Grösse von $^{3}/_{4}$''', die Scheidung der Keimblätter bei einer Grösse von 3'''. Menschliche Eier aus dem allerfrühesten Stadium der Entwicklung sind noch nicht beobachtet. Dagegen hat *Thomson* zwei Eier, beide wahrscheinlich aus der zweiten Woche der Schwangerschaft, beschrieben, das eine von 3''', das andere von 6'''. An beiden Eiern fand sich innerhalb des mit Zöttchen besetzten primitiven Chorions die Keimblase, von der sich aber der Embryo schon abzuschnüren angefangen hatte.

Von *Pander* wurde zuerst die Keimblase in drei Blätter unterschieden, von denen er das obere als *seröses*, das untere als *mucöses* und das mittlere als *vasculöses* Blatt bezeichnete. Aus dem ersteren sollten sich nach ihm das Nervensystem, die Knochen und Muskeln, aus dem zweiten die Darmwände mit ihren Drüsen, aus dem dritten die Gefässe entwickeln. v. *Bär* und *Bischoff* schlossen sich im wesentlichen der Ansicht *Pander's* an, jener nannte zugleich, um die embryologische Function der einzelnen Keimblätter näher zu bezeichnen, das obere das *animale*, das untere das *vegetative* und das mittlere das

Gefässblatt. Wir behalten die Bezeichnungen bei, obgleich namentlich durch die Forschungen von Remak der Nachweis geliefert ist, dass jene Herleitung der Embryonalgewebe aus den drei Keimblättern, wie sie Pander, v. Bär und Bischoff gegeben haben, nicht vollkommen richtig ist. Nach Remak bildet sich aus dem oberen Blatt, das er sensorielles Blatt nennt, das centrale Nervensystem (Rückenmark und Gehirn) nebst den Sinnesorganen (Auge, Labyrinth, Nasen- und Mundhöhle und die Oberhaut des Körpers mit den Haaren, den Talg- und Schweissdrüsen). Das mittlere Keimblatt, das motorisch-germinative Blatt, liefert das Scelet, die Muskeln und ihre Nerven, die muskulösen Darmwände, die Geschlechtsdrüsen und Lymphdrüsen, sowie das sympathische Nervensystem. Das untere oder trophische Blatt liefert den Epithelüberzug und die Drüsen des Nahrungscanals sowie noch die Anhangsdrüsen des letztern (Leber, Pankreas, Lungen, Nieren, Schilddrüse und Thymus).

2) Entwicklung des Embryo. Die Entwicklung des Embryo beginnt mit Veränderungen des Fruchthofs. Dieser, der anfänglich eine gleichförmige Verdickung der Keimblase darstellt (Fig. 136 f), erhellt sich in seiner Mitte und scheidet sich so in einen inneren hellen Kreis, den hellen Fruchthof (d), und in einen äusseren dunkeln Ring, den dunkeln Fruchthof (e, Fig. 138). In der Mitte des hellen Fruchthofs entsteht ein schmaler dunklerer Streif, der Primitivstreif (f), und zu beiden desselben erheben sich Längswülste, die Rückenwülste (Fig. 138 B). Zugleich hat der helle Fruchthof seine Form verändert:

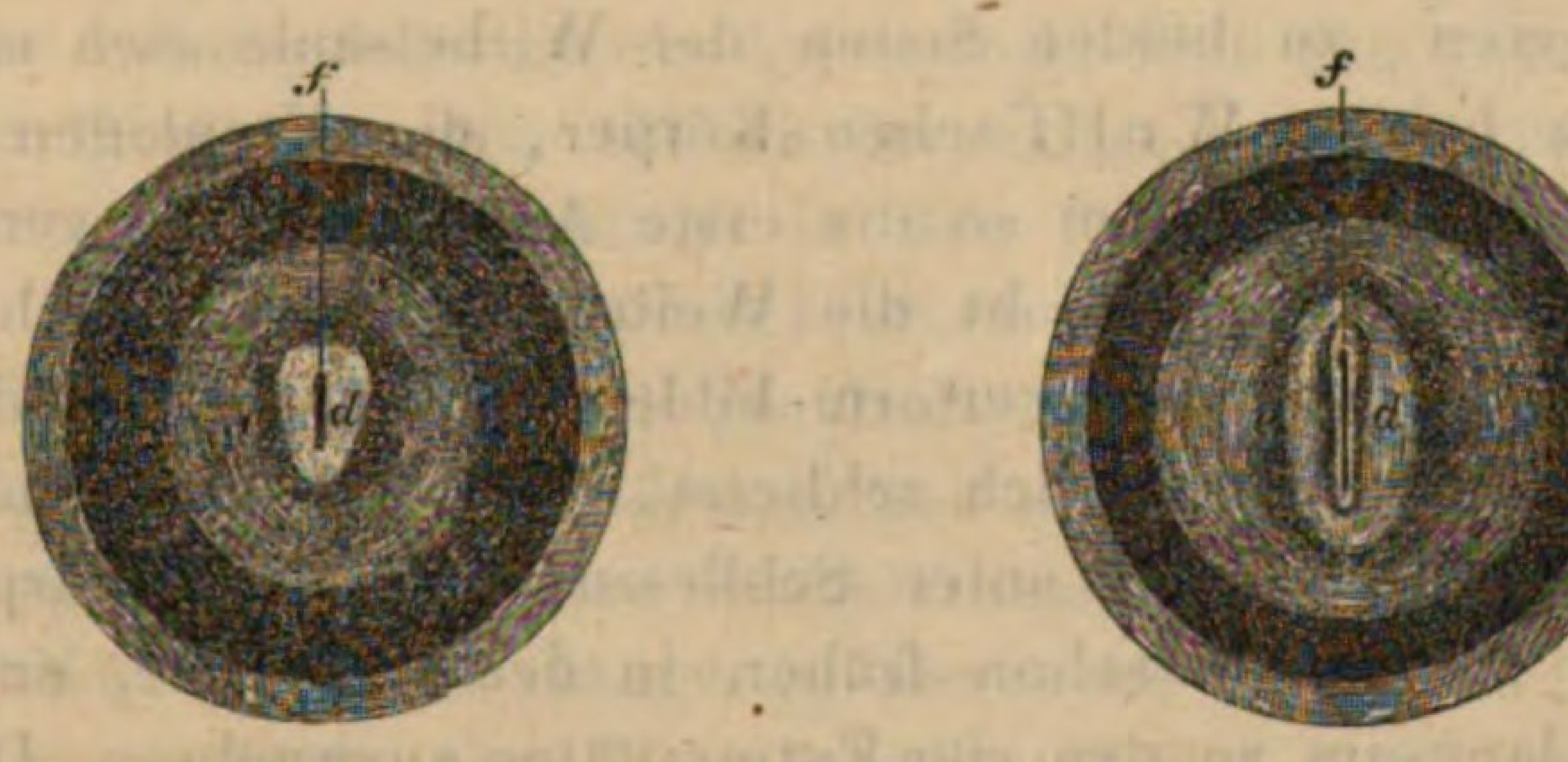


Fig. 138 A. Fig. 138 B.

er ist anfangs oval, später biscuitförmig geworden, der dunkle Fruchthof ist ebenfalls in ein längliches Oval übergegangen. Der Primitivstreif und die Rückenwülste sind Verdickungen des äusseren und mittleren Keimblatts und bilden die Uranlagen des Centralnervensystems und seiner Umhüllungen. Durch die Erhebung der Rückenwülste entsteht zunächst eine Rinne über dem Primitivstreif, und diese Rinne wird dann durch Entgegenwachsen der innern Ränder beider Wülste zu einem Rohr, dem Medullarrohr, geschlossen. In der untern Wand dieses Rohres liegt die Wirbelsaite (Chorda dorsalis). Die innere, dem äussern Keimblatt angehörige Lage des Medullarrohrs ist die Uranlage der Nervenmasse der Centralorgane, aus der äussern dem mittleren Keimblatt angehörigen Lage bilden sich die knöchernen Umhüllungen und die anliegenden Mus-

keln. Die Wirbelsaite ist die Axe für die sich später bildenden Wirbelkörper. Die Rückenwülste setzen sich nach aussen hin in mässigere Verdickungen, die Seitenplatten oder Visceralplatten, fort. Indem diese Seitenplatten sich nach der Seite ausbuchten, erzeugen sie eine gegen die Höhle der Keimblase offene Rinne, die primäre Leibeshöhle. Später spalten sich die Seitenplatten, an deren Bildung sich alle drei Blätter der Keimblase betheiligen, im mittleren Blatt in zwei, mehr und mehr von einander weichende Schichten, deren äussere zur Leibeswand, deren innere zur Darmwand wird, und die nun die definitive Leibeshöhle zwischen sich haben. Der von der innern Schichte (dem s. g. visceralen Blatt) der Seitenplatten umschlossene Darm ist anfänglich eine gegen die Keimblase offene Rinne: diese schliesst sich allmälig gegen die Keimblase ab und communicirt mit der letzteren, die man jetzt Nabelblase nennt, zuletzt nur noch am Nabel. (S. Fig. 141 und 142). Am Kopftheil des Embryo werden die Seitenplatten durch einige quere Spalten in hinter einander gelegene Wülste getrennt, die Visceralbogen (auch Kiemenbogen genannt, Fig. 140 A, v). Im Innern des Embryonalkörpers hat sich während dessen, aus einer Zellenwucherung des mittleren Keimhautblattes hervorgehend, der Anfang des Gefässsystems, der einfache Herzschlauch (d Fig. 139), gebildet; durch das erste embryonale Gefässsystem, das Nabelgefässsystem, setzt sich dieser mit der Keimblase oder Nabelblase (a) in Verbindung. Nach unten vom Herzen, zu beiden Seiten der Wirbelsäule sich erstreckend, erscheinen die beiden Wolff'schen Körper, die Uranlagen des Harngeschlechtsapparats. Nachdem so die erste Anlage für die verschiedenen Systeme gegeben ist, geschieht die Weiterentwicklung nach folgenden Hauptzügen. Die äussere Körperform bildet sich aus, indem die vordere Leibeswand mehr und mehr sich schliesst, während die definitive Form der Mund- und Nasenhöhle unter Schliessung der Visceralspalten sich gestaltet, und indem die schon früher, in der 4. Woche, entstandenen Gliederwülste langsam zu den vier Extremitäten auswachsen. Das Nervensystem sondert sich durch Hervorstülpung am vordern Ende des Rückenmarks in die drei Hirnblasen, Vorderhirn, Mittelhirn und Nachhirn, und in das Rückenmark. Theils durch Ausstülpungen aus dem Gehirn theils durch Einstülpungen von der äusseren Haut aus entstehen die Sinnesorgane. Das anfangs gerade verlaufende Darmrohr erfährt Knickungen und Windungen und sondert sich in seine einzelnen Abtheilungen; als Ausstülpungen und Wucherungen des Nahrungsschlauchs bilden sich die Verdauungs- und Blutdrüsen sowie der Athmungsapparat. Das Nabelgefässsystem schwindet allmälig, indem eine neue Blutbahn, die Placentarblutbahn (Fig. 140), sich ausbildet, welche das Gefässsystem des Fötus mit demjenigen der Mutter in Verbindung bringt. Diese Blutbahn entsteht aus der vorigen, indem allmälig die Hauptgefässe der Nabelblutbahn verkümmern und dafür Nebengefässe sich zu Hauptgefässen ent-

wickeln Die Gefässe des Fötus werden nun in dem Nabelstrang, dessen Entstehung auf der unten S. 703 zu beschreibenden Bildung der Allantois beruht, nach der Placenta geführt, wo sie mit dem Blut des mütterlichen Körpers in Berührung kommen, und kehren dann theils nach vorherigem Lauf durch die Leber theils direct zum Herzen des Fötus zurück, um von diesem aus in sämmtliche Körperorgane, unter andern auch in die Lungen, die in dieser Zeit rücksichtlich ihrer Bedeutung für das Gefässsystem sich noch nicht von den übrigen Organen unterscheiden, getrieben zu werden. Der einfache Herzschlauch hat sich bei dieser Ausbildung der Placentarblutbahn zunächst in eine Vorkammer und Kammer geschieden, und die letztere hat sich dann durch eine hereinwachsende Scheidewand in die rechte und linke Kammer getrennt; nur unvollständig getrennt bleiben dagegen während des Fötallebens die beiden Vorhöfe: doch wird trotz der zwischen ihnen bestehenden ovalen Lücke vermöge der Lage der beiden Hauptvenen der Strom des in der oberen Hohlvene aus den Organen des Fötus zurückkehrenden Blutes vorzüglich in den rechten Vorhof, der Strom des in der untern Hohlvene aus der Placenta und der Leber zurückkehrenden Blutes vorzüglich in den linken Vorhof gelenkt. Umgekehrt wird das aus der rechten Kammer in die Lungenarterie getriebene Blut in Folge der Verbindung dieser Arterie durch den arteriösen Gang mit der absteigenden Aorta in diese und dann durch die aus ihr entspringenden Nabelarterien in die Placenta getrieben, während das aus der aufsteigenden Aorta kommende Blut den grössten Theil der Organe des Fötus versorgt. Wir haben unten in Fig. 139 und 140 die Umwandlung des Dotterkreislaufs in den Placentarkreislauf etwas näher dargestellt. Der definitive Geschlechts- nnd Harnapparat entsteht zur Seite der früher erwähnten provisorischen Organe, der Wolff'schen Körper, als Anlage der Keimdrüsen und der Nieren, später erst bilden sich die Ausführungsgänge des Geschlechtsapparates (aus den Wolff'schen und Müller'schen Gängen), sowie die Harnblase mit den Harnleitern (letztere beide aus der Allantois, m Fig. 142) und der äussere Geschlechtsapparat. Der äussere Geschlechtsunterschied bildet im 3. Monat sich aus, erst im 8.—9. Monat rücken die Keimdrüsen nach abwärts und treten die Hoden durch den Leistenkanal in den Hodensack.

Wir lassen nun einige speciellere Bemerkungen über die Entwicklung der einzelnen Systeme folgen.

1) Nervensystem und Sinnesorgane. Die drei Hirnblasen wachsen in ungleichem Grad. Das Mittelhirn ist anfangs am grössten und erhebt sich zugleich über die beiden andern, von denen das Vorderhirn nach vorn, das Hinterhirn nach hinten in einem Winkel abfällt. Später wächst die Vorderhirnblase weit beträchtlicher, überwölbt die beiden andern und zerfällt durch eine Querfurche in eine vordere wieder der Länge nach zerfallende Abtheilung, die Hemisphären, und in eine hintere Abtheilung, die Sehhügel. Das Mittelhirn wird zu den beiden Vierhügeln (mit einem Theil der Hirnschenkel), und das Hinterhirn

trennt sich durch einen Knick noch einmal in eine vordere Abtheilung, das Kleinhirn, und in eine hintere Abtheilung, das verlängerte Mark. — Zu beiden Seiten der Chorda dorsalis treten kleine viereckige Plättchen auf. Diese wachsen ringförmig um die Chorda herum, sie werden nach ihrer Vereinigung zu den Wirbelkörpern; aus der Masse der Rückenwülste selbst gehen die Wirbelbogen und Fortsätze hervor; diese sämmtlichen Theile sind anfangs knorpelig und ossificiren erst später. Der vorderste Theil der Chorda wird von einem knorpeligen Blastem umwachsen, welches in drei Theile zerfällt und so die Anlage der drei so genannten Schädelwirbel oder den Primordialschädel darstellt. Diese drei Theile entsprechen nach einander 1) dem Körper des Hinterhauptbeins, 2) dem hintern Keilbeinkörper und 3) dem vordern Keilbeinkörper. Alle übrigen Schädelknochen sind nicht knorpelig präformirt sondern entstehen aus der häutigen Umhüllung der Hirnblasen.

Mit der Bildung des centralen Nervensystems hängt unmittelbar die Entwicklung der Sinnesorgane zusammen. Aus dem Zwischenhirn kommt jederseits eine Ausstülpung hervor, die primäre Augenblase; nachdem diese die äussere Haut erreicht hat, bildet sich in der letzteren eine Einstülpung, die in die Augenblase hineinwächst und später sich abschnürt, die Anlage der Linse. Durch diese Einstülpung wird zugleich die vordere Wand der Augenblase selbst eingestülpt bis zum Verschwinden der Höhlung. Es entsteht so die secundäre Augenblase, welche die Form eines Bechers hat, dessen äusserer Ueberzug die Chorioidea ist, während die innere eingestülpte Schichte zur Retina wird. Durch beide Schichten geht anfangs eine Spalte, welche sich auf den Augenstiel fortsetzt: in diese Spalte wächst zunächst die Cutis herein, ebenso kommt durch sie die Centralarterie in den Sehnerven. Sclera und Cornea entstehen aus dem Cutisüberzug. Die Linsenkapsel ist anfangs umschlossen von einem gefässreichen Sack, der mit dem gleichfalls gefässhaltigen Glaskörper zusammenhängt; ein Rest dieser Haut ist die das Sehloch noch lange überziehende membrana pupillaris. Noch mehr als an der Bildung des Auges betheiligen sich an derjenigen des Gehörorgans die äusseren Bedeckungen. Zu beiden Seiten des Nachhirns tritt in der 3. Woche ein Bläschen auf, die Labyrinthblase. Sie ist durch Einstülpung der epidermoidalen Schichte der äussern Haut (ähnlich wie die Linse) entstanden. Dieses Bläschen ist die Grundlage des ganzen häutigen Labyrinths, während die knorpeligen und später verknöchernden Umhüllungen desselben aus dem umgebenden Blastem hervorgehen; aus dem nämlichen bildet sich auch der Hörnerv, der keine Ausstülpung des Nachhirns ist, sondern erst später mit demselben in Zusammenhang tritt. Die äussere Ohröffnung ist der Rest der zwischen erstem und zweitem Visceralbogen bleibenden ersten Visceralspalte. Eine in dieselbe hineinwuchernde Scheidewand wird zum Trommelfell. Die Gehörknöchelchen entstehen durch Wucherung aus dem Blastem des 1. und 2. Visceralbogens, auf einer ähnlichen Blastemwucherung beruht die Bildung der Ohrmuschel. Die erste Anlage des Geruchsorgans bilden zwei Einstülpungen, die primären Riechgruben; sie stehen durch Rinnen, die Nasenfurchen, mit der Mundspalte in Verbindung, später schliessen sich diese Rinnen nach vorn und werden zu den Nasengängen, die, wenn die definitive Mundhöhle sich entwickelt hat, den Nasenrachengang und die untere Partie der Nasenhöhle bilden, während die obere Partie (das Nasenlabyrinth) aus den Riechgruben entsteht. Die sämmtlichen peripherischen Nerven, ausser dem Seh- und Geruchsnerven, entstehen nicht durch Ausstülpung aus dem Centralorgan sondern wie die übrigen Gewebe an der Stelle ihres Verlaufs durch

Differenzirung des embryonalen Blastems Die Riechkolben wachsen als zwei Ausstülpungen aus der Vorderhirnblase hervor

2) Nahrungsschlauch. Seine Entwicklung beginnt mit der Bildung des primitiven Darmrohrs. Dieses, hervorgehend aus der Abschnürung des inneren Blatts der Keimblase, steht mit der letzteren noch durch den Nabelblasengang in Verbindung. Der vor diesem gelegene Abschnitt, der Munddarm, sondert sich in Mundhöhle, Speiseröhre und Magen, der hinter ihm gelegene Abschnitt, der Afterdarm, sondert sich in den Dünn- und Dickdarm. Indem das Darmrohr rascher wächst als der Rumpf, bilden sich zahlreiche Knickungen, die Windungen des Darmrohrs. Durch Ausstülpungen und Wucherungen einzelner Theile des Darms entstehen die Drüsen (Speicheldrüsen, Schilddrüse, Thymus, Leber, Milz) und der Athmungsapparat. Die Trennung der primären Mundhöhle in die definitive Mundhöhle und die Nasenrachenhöhle geschieht durch eine Wucherung, die von der Basis des ersten Visceralbogens (dem s. g. Oberkieferlappen) ausgeht. Diese Wucherung bildet den harten Gaumen, die Nasenscheidewand und den Zwischenkiefer.

3) Gefässsystem. Seine Entwicklung beginnt mit dem Herzen. Dieses ist anfänglich eine solide Zellenmasse Die innern Zellen werden bald durch Intercellularflüssigkeit getrennt und gehen so in Blutkörperchen über, die äusseren Zellen werden zu den Herzwandungen. Es folgt dann die Ausbildung des Dotterkreislaufs (Figur 139). Zunächst bleibt der Herzschlauch (d) einfach, die spätere Trennung der Herzabtheilungen wird nur durch die Windungen desselben angedeutet; aus dem vordern Ende des Herzens geht ein Arterienstamm hervor, der sich rückwärts wendet und in zwei Schenkel, das erste Aortenbogenpaar, theilt Diese vereinigen sich wieder zu einer einfachen Aorta, welche in die vordern Theile des Embryo Gefässe abgibt und dann weiter unten in zwei längs der Wirbelsäule verlaufende Aeste, die beiden hintern Wirbelarterien, sich spaltet. Später erheben sich hinter dem ersten successiv noch drei weitere Aortenbogenpaare (f), die in den Visceralbögen verlaufen und sich sämmtlich in den Stamm der absteigenden Aorta vereinigen (g). Aus der Aorta und ihren Aesten gehen dann kleinere Zweige (h) zu der Keimblase oder Nabelblase a (arteriae omphalo-mesaraicae) hervor, die sich auf dieser zu einem Gefässnetz ausbreiten. Aus der Nabelblase führen zwei venae omphalo-mesaraicae (c), die sich zu einem kurzen Stamm vereinigen, in das hintere Ende des Herzens zurück. In diesen Stamm münden zugleich, jederseits mit einem gemeinsamen Canal, dem ductus Cuvieri, die Venen, die das Blut aus dem Embryonalkörper zurückführen, die vordere und hintere Cardinalvene, sowie die untere Hohlvene. Die Einleitung der Placentarblutbahn (Fig. 140 A und B) geschieht durch folgende Veränderungen. Die Nabelarterien verschwinden bis auf eine jederseits (A, k), und auch diese obliterirt später beim Verschwinden der Nabelblase, während sich einer ihrer Zweige zur art. mesaraica entwickelt. Die Wirbelarterien werden, indem der Stamm der absteigenden Aorta (B, q) sich verlängert, zu den art. iliacae. Die aus dem Embryonalkörper hervorwachsende Allantois (A, a) wird die Trägerin der zwei hauptsächlichsten Gefässe, die aus der Spaltung der Aorta hervorgehen, der art. umbilicales (r), welche das Blut des Fötus zu der sich ausbildenden Placenta (B, b) führen. Das in der Placenta arterieller gewordene Blut kehrt in der Nabelvene (c) zurück zum Fötus und vertheilt sich nun in zwei Bahnen: ein



Fig. 139.

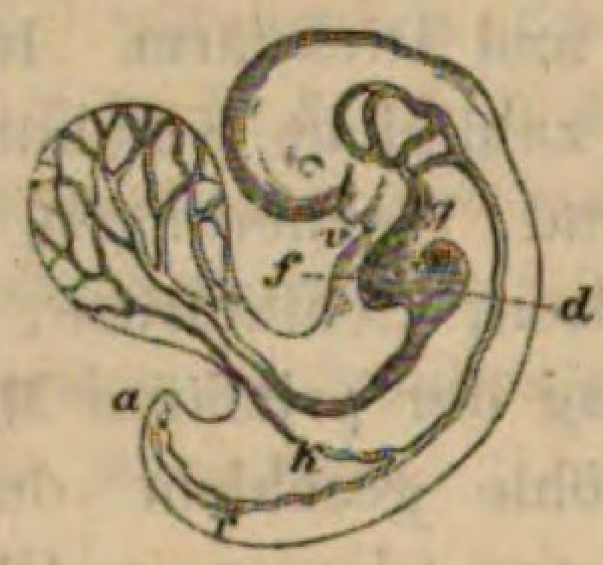


Fig. 140 A.

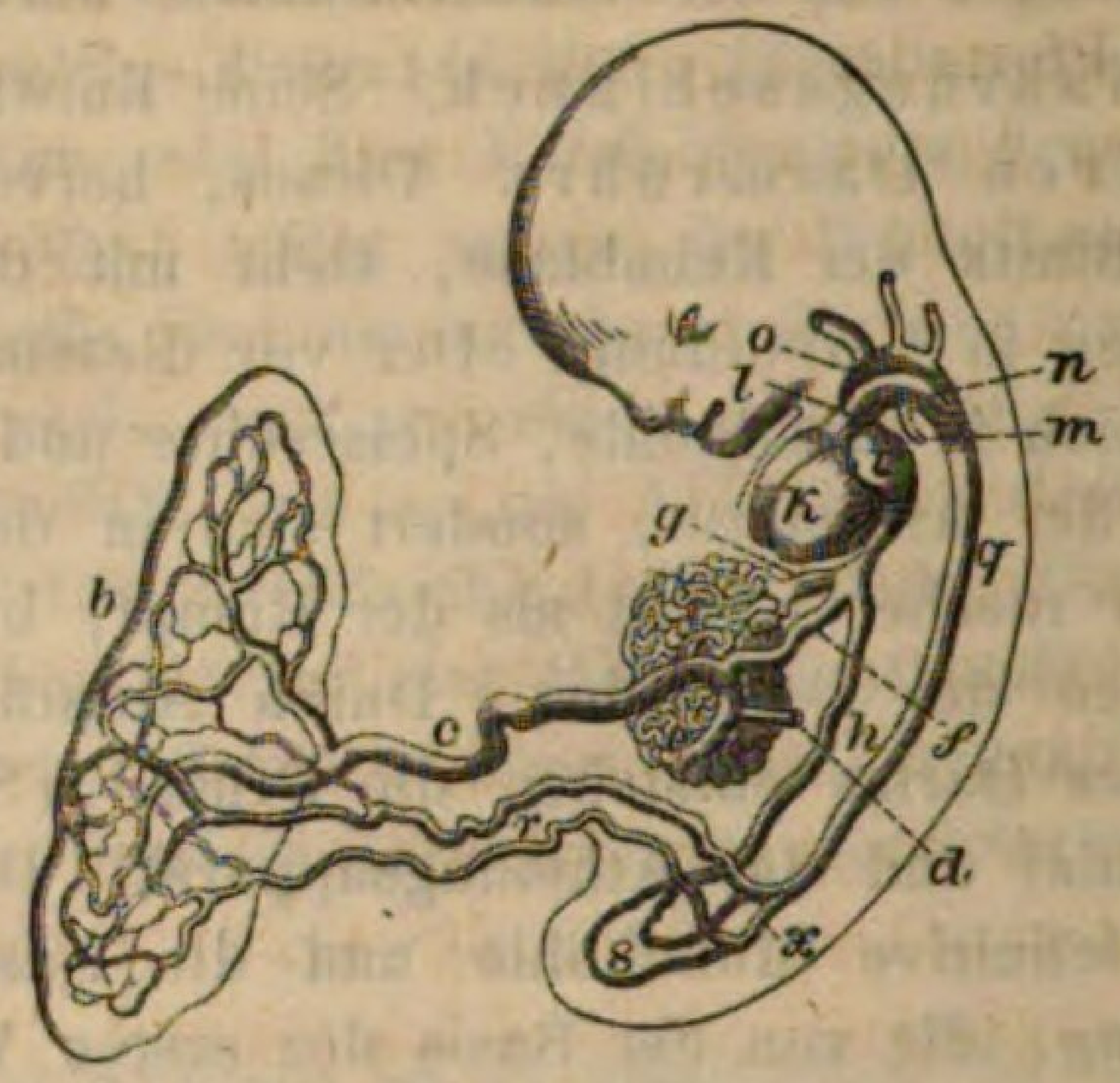


Fig. 140 B.

Theil geht in die Leber e und dann erst durch die venae hepaticae g in die vena cava inferior h, ein anderer Theil geht durch den ductus Arantii f unmittelbar in letztere Vene und vermischt sich hier mit dem aus den untern Körpertheilen des Embryo zurückkehrenden Venenblut, das aus den Endzweigen s der Aorta hervorkommt. Unterdessen sind auch am Herzen und den aus ihm entspringenden Gefässen grosse Veränderungen vor sich gegangen. Schon während des Bestehens der Dotterblutbahn hat sich der einfache Herzschlauch in drei hinter einander liegende Abtheilungen, Vorkammer (A, d) Kammer (f) und truncus arteriosus (g) gesondert, der Herzschlauch krümmt sich immer mehr S-förmig, so dass die anfänglich nach oben liegende Kammer nach unten und vorn, die Vorkammer nach oben und hinten zu liegen kommt. Mit der Ausbildung des Placentarkreislaufs wächst nun von der untern Wand der Kammer eine Scheidewand in die Kammerhöhle herein, wodurch dieselbe in die rechte und linke Kammer getrennt wird. Die Trennung der Vorkammern geschieht dagegen nicht vollständig, sondern es bleibt ein eirundes Loch (foramen ovale). Die centralen Enden der hinteren Cardinalvenen schwinden, während die untere Hohlvene sich stärker entwickelt und die mit ihr anastomosirenden peripherischen Theile der Cardinalvenen zu den venae illiacae werden. Das centrale Ende der vordern Cardinalvenen und der linke Cuvier'sche Gang obliteriren gleichfalls während der rechte Cuvier'sche Gang zur oberen Hohlvene wird. Cava superior und inferior münden zuerst noch nahe am Herzen in einen gemeinsamen Venenstamm. Sie trennen sich erst während der Lageänderungen des Herzens und, münden nun zunächst einander gegenüber in die Vorkammer ein. Später rückt die Cava superior nach rechts, die Cava inferior behält ihren Platz in der Mitte, der aus ihr kommende Blutstrom wird aber durch die Eustachische Klappe und das tuberculum Loweri nach links abgelenkt, so dass die obere Hohlvene in die rechte, die untere in die linke Vorkammer ihr Blut sendet. Auch der grösste Theil der Aortenbogenpaare obliterirt, während einzelne Aeste derselben erhalten bleiben und zu grossen Gefässen werden: so bildet der erste Bogen Anonyma, Carotis und Subclavia, der zweite wird links zum bleibenden arcus Aortae, während er rechts verschwindet, der dritte sendet jederseits einen Zweig in die Lunge, während der übrige Verlauf rechts obliterirt, links zum ductus arteriosus Botalli wird, der das rechte Herz mit der Aorta verbindet. Der ganze Placentar-

kreislauf gestaltet sich demnach folgendermassen (Fig. 140 B): aus der Placenta b strömt das Blut durch die Nabelvene c zur Leber des Fötus, wo es sich mit dem Blut der Pfortader d vermischt; ein kleinerer Theil des Blutes der Nabelvene fliesst durch den ductus venosus Arantii f in die untere Hohlader; das aus der Leber sich sammelnde Blut gelangt ebenfalls durch die Lebervenen g in die untere Hohlader h. Diese bringt das Blut in die beiden Vorkammern i, und zwar um so mehr in die linke, je jünger, um so mehr in die rechte, je älter der Fötus ist. Im rechten Vorhof mischt sich das Blut der untern mit demjenigen der obern Hohlader, im linken Vorhof mischt es sich mit dem Blut der Lungenvenen. Aus den Vorkammern strömt das Blut in die Kammern k, aus der linken Kammer wird es dann in die Aorta adcendens o (die bleibende Aorta), aus der rechten Kammer in die Aorta descendens l (die künftige Lungenarterie) getrieben. Die Aorta adscendens versorgt die oberen Körpertheile, die descendens die Lungen (m der abgeschnittene linke Lungenast) und mittelst des arteriösen Gangs n die untern Körpertheile. Nach der Geburt obliterirt der ductus Botalli, ebenso der ductus Arantii, und das eiförmige Loch schliesst sich: damit ist der definitive Kreislauf eingeleitet.

4) Harngeschlechtsapparat. Die primitiven Organe desselben, die Wolff'schen Körper, bestehen aus einer Menge querer Blinddärmchen; ihre Ausführungsgänge münden in das untere Ende der Allantois. Während die bleibenden Nieren (nach Remak durch Ausstülpung des Darmrohrs, nach Andern aus einem eigenen Blastem) mit den Harnleitern gebildet werden, entsteht am innern Rand des Wolff'schen Körpers die künftige Keimdrüse und neben dem Wolff'schen Ausführungsgang ein dünner fadenförmiger Kanal, der Müller'sche Gang. Kurz nachher erhebt sich dicht vor der zu dieser Zeit noch bestehenden Kloaköffnung ein kleines Wärzchen, das bald zu einem cylindrischen Anhang auswächst (Penis und Clitoris) und an seiner hintern Fläche eine Längsrinne bekommt (die Harnröhre). Zu den Seiten dieses Körpers entsteht ein Paar wulstförmiger Falten. Bis dahin sind männliche und weibliche Individuen nicht zu unterscheiden. In den weiblichen Individuen wird nun die Keimdrüse zum Eierstock, während sich der Müller'sche Gang in den Leitungsapparat verwandelt. Die beiden Müller'schen Gänge verschmelzen in der Mittellinie und bilden dadurch einen unpaaren Genitalcanal, der sich durch Quergliederung und Erweiterung in Uterus und Scheide ausbildet. Die äussere Geschlechtsöffnung erweitert sich, während die Clitoris sich relativ verkürzt und endlich in der Schamspalte vollkommen versteckt; die im Anfang vorhandenen Seitenwülste werden zu den grossen Schamlippen. Die männlichen Geschlechtsorgane unterscheiden sich in ihrer Entwicklung dadurch, dass sich hier die Wolff'schen Gänge in die späteren Leitungsapparate verwandeln. Von den Müller'schen Gängen bleibt nur der unterste unpaare Abschnitt als Vorsteherdrüsenbläschen (utriculus masculinus) zurück. Das obere Ende der Wolff'schen Körper geht in die vasa efferentia und den Nebenhoden über. Die Seitenwülste an der äussern Geschlechtsöffnung bleiben nicht offen sondern verwachsen in der Mittellinie und werden zum Hodensack. Die Samenblasen entstehen erst später durch Ausstülpung aus den Samenleitern. Ebenso bilden sich bei beiden Geschlechtern erst später die Anhangsdrüsen aus, die Prostata (der beim Weib die Schleimfollikel in der Umgebung der Harnröhrenmündung entsprechen), die Bartholini'schen und die Cowper'schen Drüsen.

3) **Bildung der Eihüllen.** Die ursprüngliche Hülle des Säugethiereies ist die Zona pellucida. Zu ihr tritt auf ihrer Innenseite nach Abschluss des Furchungsprocesses die Keimblase. Die weitere Bildung der Eihüllen geht, gleich der Entwicklung des Embryo, vorzüglich von der Keimblase aus. In dem Maasse als der Embryo wächst, tritt er über die Keimblase hervor. Zugleich trennen sich die beiden Hauptblätter der Keimblase, das äussere und das innere, mehr als bisher von einander, indem der durch das innere Blatt gebildete Sack, die Nabelblase, mehr und mehr sich verkleinert, da er vom Embryo aufgebraucht, vorzüglich zur Bildung des Darms verwendet wird. Der durch das äussere Blatt gebildete Sack hingegen wächst weiter und enfernt sich daher von der Nabelblase. Am Kopf- und Schwanzende des Embryo entstehen in Folge dieses Wachsthums die Kopf- und die Schwanzkappe (k und s Fig. 141, A und B), Duplicaturen, die über den Embryonal-

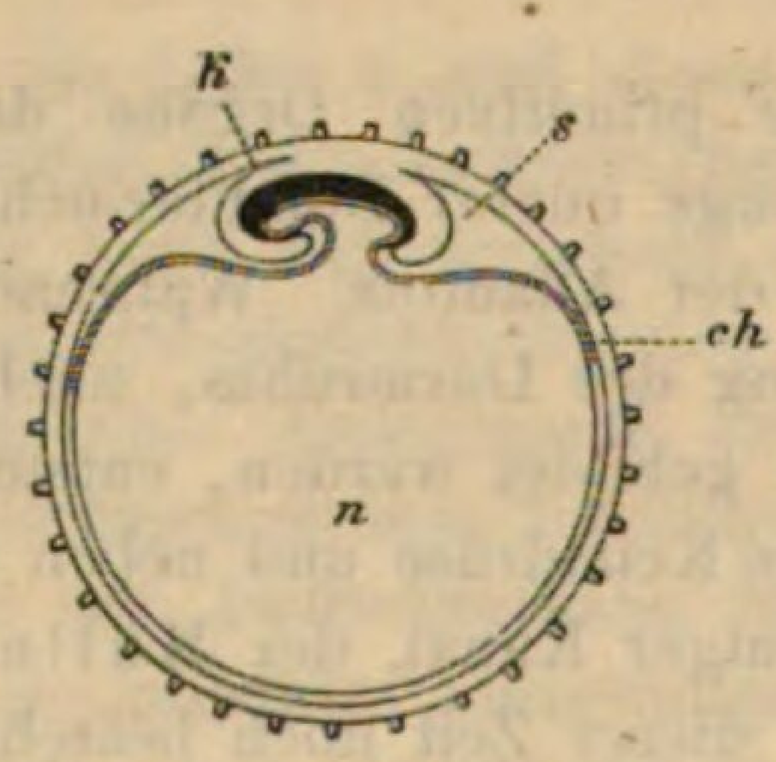


Fig. 141 A.

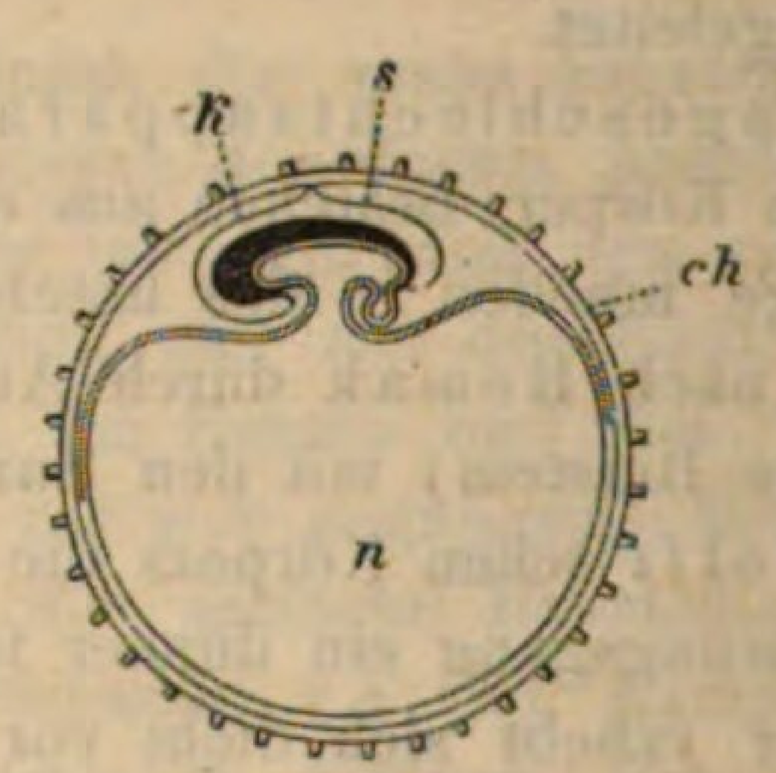


Fig. 141 B.

körper herüberwachsen und, indem sie schliesslich in der Mitte verschmelzen, das äussere Blatt der Keimblase in zwei Blätter getrennt haben, deren inneres, den Embryo zunächst umgebendes (k Fig. 142) das **Amnion** bildet, während das äussere (l) sich an die mit den primitiven Zöttchen versehene Zona pellucida (das so genannte primitive Chorion) anlegt, um mit ihr das **definitive Chorion** (p) zu bilden. An diesem gehen die primitiven Zotten verloren, mit Ausnahme **einer** Stelle, der Stelle der Festheftung des Eies am Uterus (o), wo die Zotten im Gegentheil unter wesentlicher Mitbetheiligung der sogleich zu beschreibenden Allantois wuchern und den fötalen Theil der Placenta bilden. Das Amnion (k) wächst sehr rasch, so dass der anfänglich vorhandene Zwischenraum zwischen Chorion und Amnion später ganz verschwindet, indem beide Membranen dicht an einander anliegen. In der Höhle des Amnion sammelt sich eine klare Flüssigkeit an, das **Schafwasser** oder **Frucht-**

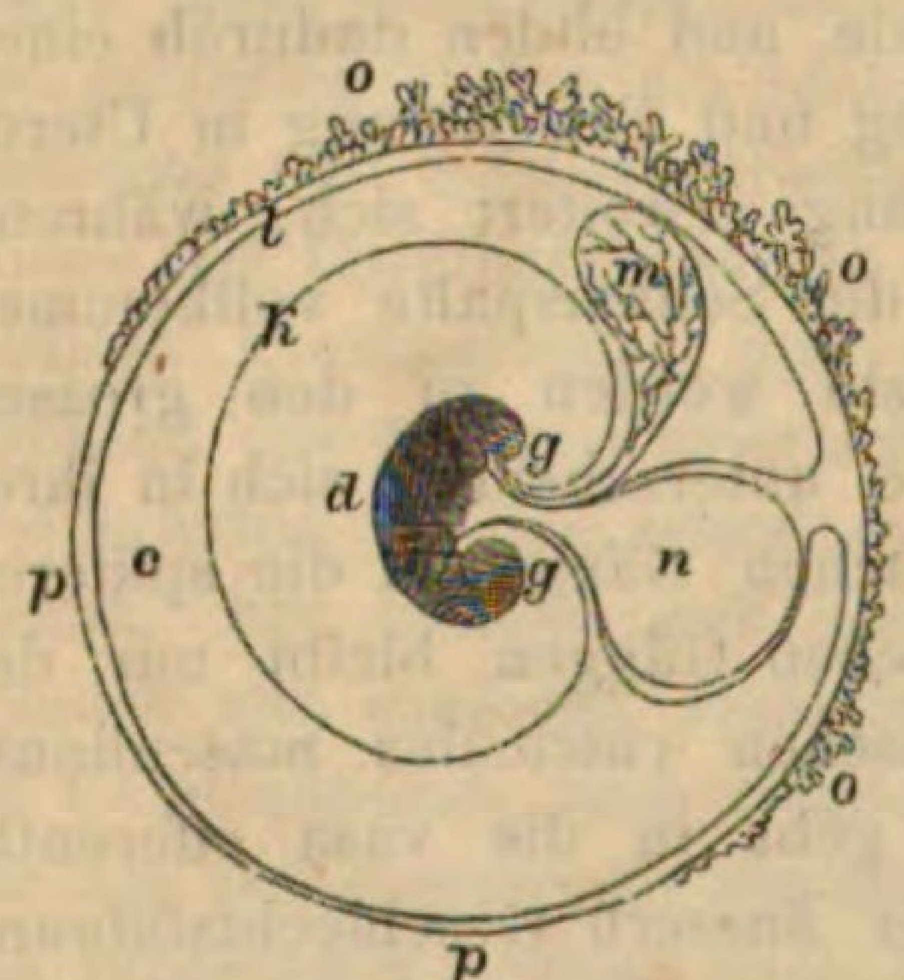


Fig. 142.

wasser. Schon während die Trennung der beiden Blätter der Keimblase von einander erfolgte, ist im untern Theil der Leibeshöhle des Embryonalkörpers, vielleicht durch Ausstülpung aus dem Darmrohr, vielleicht auch durch selbständige Wucherung, eine Blase entstanden, die neben dem untern Ende der Nabelblase in den Raum zwischen dieser und dem Chorion hervorwächst, die Allantois (m). Sie ist die Trägerin der Nabelgefässe. Die Allantois legt sich an die am Uterus festgeheftete Stelle des Chorions an, ihre Gefässe wuchern in die zuvor gefässlosen Zotten des letztern hinein, und sie nimmt so wesentlich Theil an der Bildung der fötalen Placenta. Die Allantois verliert sehr schnell ihre Beschaffenheit als Blase, indem bald nur ihre Bindegewebsschichte mit den Gefässen wuchert, um das Stroma des Nabelstrangs und der Placenta zu bilden, während das Epithel nicht mehr weiter wächst. Der im Embryo bleibende Theil der Allantois gestaltet sich in Harnblase und Urachus um. Die (in Fig. 141 noch das ganze Ei erfüllende) Nabelblase (n) schwindet während dessen immer mehr.

Nach seinem Eintritt in die Uterinhöhle wird das Ei von der Schleimhaut des Uterus umwuchert. Nachdem es dann sich vergrössert hat, so dass es die ganze Uterinhöhle ausfüllt, wird es auch von der die Innenwand des Uterus auskleidenden Schleimhaut überzogen. Auf diese Weise bilden sich die beiden mütterlichen Eihüllen, die man als die hinfälligen Häute, membranae deciduae, bezeichnet und in die äussere hinfällige Haut oder Decidua vera und die innere hinfällige Haut oder Decidua reflexa unterscheidet. Derjenige Theil der Uterinschleimhaut, an welchem das Ei vermittelst der wuchernden Chorionzotten festgewachsen ist, bildet die mütterliche Placenta, man nennt ihn auch Decidua serotina (pu Fig. 143). Bei normaler Lage der Placenta ist dieselbe stets im oberen Theil des Uterus festgeheftet, nahe an der Einmündungsstelle der Tuben (o).

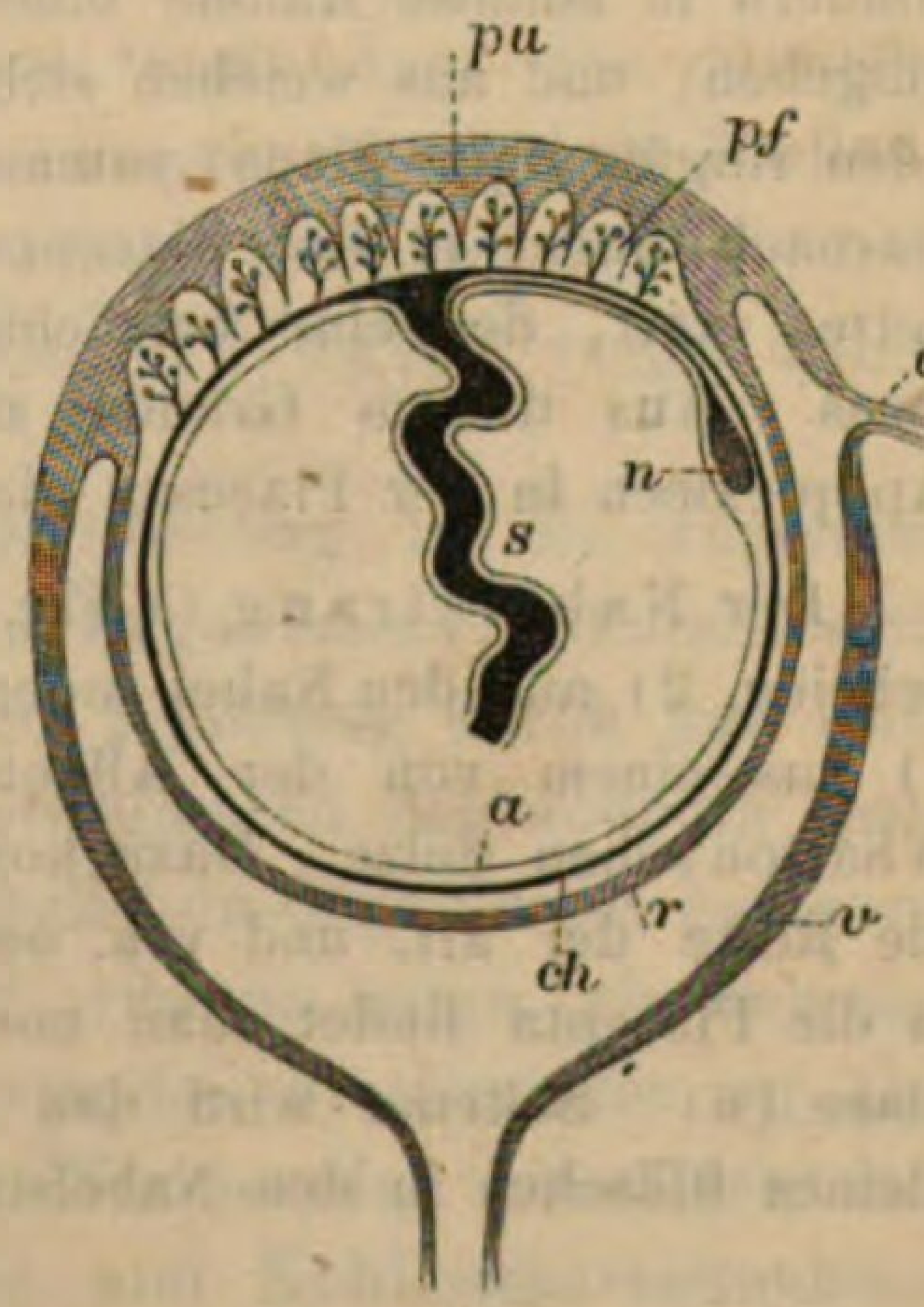


Fig. 143.

Hiernach besteht das Ei, nachdem es seine definitive Ausbildung gewonnen hat, von aussen nach innen aus folgenden Hüllen: 1) Decidua vera (v). Sie ist die umgewandelte Schleimhaut des Uterus, die ihr Flimmerepithel verloren hat und nur noch wenige Reste von Uterindrüsen enthält; bei dem Wachsthum des Eies wird sie immer dünner, ihr Gewebe besteht neben den Gefässen aus einer amorphen Bindesubstanz. (In unserer nach Kölliker entworfenen schematischen Abbildung wurde der Raum zwischen dieser und der folgenden Haut grösser gelassen, als er in die-

sem Entwicklungsstadium der Eihüllen ist.) 2) Decidua reflexa (r). Sie geht am Rand der Placenta continuirlich in die Decidua vera über und stimmt in ihrem Bau mit dieser überein, abgesehen davon, dass sie vom 3. Monat an gefässlos ist. 3) Das Chorion (ch) ist eine dünne bindegewebige Haut, ganz gefässlos, ausgenommen an der Placenta, wo sie sich an der Bildung der Placenta foetalis (p f) betheiligt; gegen die Decidua reflexa, an der sie durch spärliche Zöttchen festgeheftet ist, wird sie durch ein Epithel begrenzt. 4) Das Amnion (a) überzieht die ganze Innenseite des Eies und den Nabelstrang. Es ist eine dünne seröse Haut, an der der Höhlung zugewendeten Seite mit einem einfachen Pflasterepithel bedeckt.

Wir haben die Placenta in eine Placenta foetalis und eine Placenta uterina unterschieden. Bei vielen Thieren lassen sich auch am reifen Ei noch die zwei Placenten mechanisch von einander trennen, am menschlichen Ei sind dagegen beide innig mit einander verwachsen. Die Placenta foetalis besteht aus den Chorionzotten, in welche die Gefässe der Allantois hineingewachsen sind, um sich in ihnen zu einem Capillarnetze aufzulösen. Die Zotten bilden in Gruppen beisammen stehend die so genannten Cotyledonen, unregelmässig polygonale Lappen, in deren Zwischenräume das Gewebe der mütterlichen Placenta hineinwuchert. Die Structur der fötalen Placenta stimmt im wesentlichen mit derjenigen des übrigen Chorions überein, abgesehen von der durch die Betheiligung der Allantois herbeigeführten Bindegewebs- und Gefässwucherung in den Zotten. Ebenso stimmt der Bau der Placenta uterina mit dem Bau der Decidua überein; ausgezeichnet ist jene nur durch ihren Gefässreichthum und durch das eigenthümliche Verhalten der Gefässe. Die Arterien gehen nämlich nicht in Capillaren sondern in sinuöse Räume ohne selbständige Wandung über, welche die Zotten umgeben, und aus welchen sich das Blut in das grosse Randgefäss der Placenta (den ringförmigen Sinus) sammelt, aus diesem gelangt es dann in die Nabelvene. Darnach findet in der Placenta eine sehr bedeutende Erweiterung des Strombettes statt, der eine beträchtliche Verlangsamung des Blutstroms entsprechen muss. Aus diesem Grunde sind auch Circulationsstörungen, Blutstockungen, Apoplexieen in der Placenta nicht selten.

Der Nabelstrang (s Fig. 143) besteht 1) aus der vom Amnion gebildeten Scheide, 2) aus den Nabel- oder Placentargefässen (zwei Arterien und einer Vene), 3) aus einem von der Allantois herrührenden gallertigen Bindegewebe, der Wharton'schen Sulze. Dazu kommen zuweilen noch 4) kleine Dottersackgefässe, die Reste der art. und ven. omphalo-mesaraica. An der Stelle der Einsenkung in die Placenta findet man noch bei der Geburt häufig die rudimentäre Nabelblase (n). Seltener wird das Rudiment des Epithelüberzugs der Allantois als kleines Bläschen in den Nabelstrang eingeschlossen gefunden.

§. 221. Ernährung des Embryo.

Der Ernährungsprocess des Embryo ist der denkbar einfachste: er beschränkt sich auf den Stoffaustausch zwischen dem zuerst durch die

Dottergefässe, später durch die Placentargefässe zugeführten Blute und den Geweben des Embryonalkörpers. Alle jene Functionen, welche die Aufnahme und Assimilation der Nahrungsstoffe vermitteln, und welche beim Erwachsenen eine so grosse Zahl von Hülfsmitteln erforderlich machen, fallen hinweg. Die Stoffaufnahme des Embryonalkörpers ist, wie wir aus der Gewichtszunahme desselben schliessen können, eine nicht unbeträchtliche. Die aufgenommenen Stoffe werden ihm in dem zugeführten mütterlichen Blute in einer Form dargeboten, in der er sie unmittelbar oder wenig verändert zur Gewebebildung verwenden kann. Der Embryonalkörper verbraucht von denselben nur wenig zur Krafterzeugung, denn seine Wärme erhält er mitgetheilt vom mütterlichen Organismus, und er verliert nichts davon durch Strahlung oder Verdunstung; seine Sceletmuskeln sind fast völlig in Ruhe, nur das Herz beginnt früher zu arbeiten. Der Zersetzungsprocess im Embryonalkörper ist daher ein sehr langsamer, es wird von ihm wenig Sauerstoff verbraucht, wenig Kohlensäure und Harnstoff ausgeschieden. Zwischen dem Blut der Nabelarterie und der Nabelvene findet sich desshalb kein merklicher Unterschied, und in der Harnblase des Fötus trifft man keinen oder nur sehr wenig Harn an. Dass übrigens Oxydationen im Embryonalkörper stattfinden geht daraus hervor, dass nach Compression der Nabelgefässe das Nabelvenenblut bald eine vollkommen schwarze Farbe annimmt, was auf ein Verschwinden seines Sauerstoffgehaltes hindeutet. Der nach Compression der Nabelgefässe eintretende Tod des Fötus hat in der Hemmung dieser Oxydationsprocesse seinen Grund: er ist ein Tod durch Erstickung. Die Intensität der Oxydationsprocesse im Fötus ist aber sehr gering, wie sich daraus erschliessen lässt, dass das normale Blut der Nabelarterie und Nabelvene einen kaum merklichen Farbenunterschied zeigt, und dass dasselbe neben einem geringen specifischen Gewicht eine dunkle, venöse Färbung besitzt (Pflüger, vergl. unten Nachtrag zu §. 124).

Die Trennung der einfachen Embryonalernährung in die verschiedenen Ernährungsfunctionen des ausgebildeten Organismus vollzieht sich im Moment der Geburt. Eingeleitet wird jene Trennung durch das Auftreten der Lungenathmung. Die Athmungsbewegungen beginnen in dem Momente, in welchem der Embryo vom mütterlichen Organismus getrennt wird, ob die Geburt rechtzeitig oder vorzeitig erfolgen möge, ein Beweis, dass in den jene Trennung begleitenden Umständen die Ursache zur Anregung der Athembewegungen gegeben ist. Wir werden demnach annehmen müssen, dass die Sauerstoffabnahme und Kohlensäurezunahme des Blutes, die in Folge der unterbrochenen Blutzufuhr durch die Nabelgefässe sich einstellt, als ein Reiz auf das Athmungscentrum im verlängerten Mark wirkt. Ausserdem aber scheint in dem Eindringen der Luft in die Athmungswege ein weiteres Moment zur reflectorischen An-

regung jenes Athmungscentrums gelegen zu sein, da die Athembewegungen intensiver werden, nachdem die Eihäute geöffnet sind (Pflüger) *).

§. 222. Beziehungsverrichtungen des Embryo.

Die Functionen des animalen Lebens, Körperbewegung, Sinnesempfindung, psychische Thätigkeit, sind selbst beim ausgebildeten Embryo auf ein Minimum beschränkt. Bewegungen der Extremitäten führt derselbe dann und wann aus. Unter den Sinnen ruhen Auge und Ohr und ohne Zweifel auch Geruch und Geschmack völlig, die einzigen Perceptionen scheinen dem Sensorium durch den Tastsinn und durch die mit den Muskelbewegungen verknüpften Innervationsgefühle zugeführt zu werden. Beide zusammen vermitteln aber bereits die primitivsten Raumverstellungen, welche der Neugeborene zur Welt mitbringt. Aeusserst schwach scheinen ferner aus Mangel an erregenden Ursachen die Gemeingefühlsempfindungen des Fötus zu sein; diese steigen dann bedeutend im Moment der Geburt. Namentlich auf Kälte- und Wärme- sowie auf Geschmackseindrücke reagirt der Neugeborene sehr intensiv theils durch mimische Bewegungen theils durch Gefühlslaute**).

*) Schwarz, die vorzeitigen Athembewegungen, Leipzig 1854. Pflüger, Archiv f. die gesammte Physiologie, 1.

**) Kussmaul, Untersuchungen über das Seelenleben des neugeborenen Menschen, Leipzig und Heidelberg 1859.

Nachträge und Zusätze.

Zu §. 73. Innervation der Speicheldrüsen.

Heidenhain hat durch neue Versuche über die Innervation der Submaxillardrüse den Nachweis geliefert, dass mit der Stärke der Chordareizung die Menge des gelieferten Secretes zunimmt, und dass dasselbe zugleich reicher wird an festen Bestandtheilen. In Folge der Ermüdung nach lange fortgesetzter Reizung wird die Secretion wieder spärlicher und wasserreicher. Hat man die Chorda längere Zeit gereizt, so nimmt nun auch der Sympathicusspeichel an Menge ab und wird ärmer an festen organischen Bestandtheilen. Herabsetzung der Blutzufuhr durch Compression der grossen Kopfarterien mindert die Secretionsgeschwindigkeit: diese Erscheinung hat aber nicht in dem herabgesetzten Blutdruck sondern in der mangelnden Sauerstoffzufuhr ihre Ursache. Wenn nämlich die Compression gerade zureichte, dass bei Reizung der Chorda das Venenblut zwar beschleunigt, aber nicht mehr merklich geröthet aus der Drüse floss, so war die Secretionsgeschwindigkeit dennoch herabgesetzt *).

Zu §. 117 u. 122. Innervation des Herzens und der Gefässe.

Neuere Untersuchungen haben mehre Punkte der in §. 117 und 122 dargestellten Lehre von der Herz- und Gefässinnervation wieder in Frage gestellt, sowie einige weitere bemerkenswerthe Thatsachen zu derselben hinzugefügt. Die Brüder M. und E. Cyon erklären nach ihren Versuchen die Reizung des Halssympathicus in Uebereinstimmung mit den früheren Beobachtungen Ludwig's für gänzlich wirkungslos; v. Bezold habe bei dieser Reizung stets den nervus depressor (S. 315) mit erregt; letzteres würde die zuweilen von diesem Beobachter gesehene Abnahme der Pulsfrequenz, nicht aber die öfter gesehene Pulsbeschleunigung erklären, es haben daher wohl noch weitere Untersuchungen über diese Frage zu entscheiden. Den excitirenden Einfluss des Rückenmarks erkennen auch M. und E. Cyon an, sie behaupten aber durch die Versuche v. Bezold's sei der Beweis hierfür nicht erbracht, weil bei diesen Versuchen Stromesschleifen das Brust- und Lendenmark treffen und so die von letzteren abgehenden vasomotorischen Nerven erregen konnten; nur desshalb habe v. Bezold neben der Pulsbeschleunigung auch Steigerung des arteriellen Drucks und grössere Ausgiebigkeit der einzelnen Pulse erhalten, was nach der blossen Reizung der excitirenden Herz-

*) Heidenhain, Studien des Breslauer physiolog. Instituts, 4. Heft. 1868.

nerven niemals eintrete. Die excitirenden Herznerven treten vom Rückenmark durch das letzte Hals- und erste Brustganglion zum Herzen. Wurden bei Kaninchen beiderseits diese Ganglien exstirpirt, dann Vagi, Depressores und Sympathici durchschnitten und das Halsmark gereizt, so wurde der Herzschlag auf Reizung des Rückenmarks nicht mehr beschleunigt. Dagegen bewirkte die Exstirpation jener Ganglien kein Sinken der Pulsfrequenz. Hiernach beweist das nach der Markdurchschneidung sowie nach der Durchschneidung der Splanchnici eintretende Sinken der Pulsfrequenz nicht für die Existenz excitirender Herznerven aus dem Rückenmark, sondern es ist dasselbe von der primär bedingten Lähmung der Gefässnerven und dem damit verbundenen Sinken des Blutdrucks abhängig; zugleich scheint aus dieser Beobachtung hervorzugehen, dass die excitirenden Nerven keine continuirliche Innervation dem Herzen zuführen *).

Die Frage nach der Wechselwirkung der Herz- und Gefässinnervation ist von Asp näher studirt worden. Reizung der Wurzelstümpfe des Splanchnicus bewirkt nach seinen Untersuchungen Erhöhung des arteriellen Drucks und Abnahme der Pulsfrequenz, und zwar tritt dieser Erfolg ein, mögen die peripherischen oder die centralen Wurzelstümpfe gereizt werden. In beiden Fällen müssen aber natürlich die Erscheinungen auf wesentlich verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. Bei der centrifugalen Reizung rührt der Erfolg von der Erregung der excitirenden Nerven der Gefässwandungen her, welche direct Erhöhung des Blutdrucks bewirkt und indirect, durch die Wirkung des erhöhten Blutdrucks theils auf die Vagusenden im Herzen theils auf das Vaguscentrum, die Pulsfrequenz beschleunigt. Diese doppelte Wirkung des Blutdrucks auf die Pulsfrequenz erwies Asp, indem er in einzelnen Versuchen die Vagi durchschnitt und gleichzeitig entweder den Splanchnicus reizte oder statt dessen die Aorta comprimirte. Anders verhält es sich bei der centripetalen Reizung. Hier müssen die sensibeln Splanchnicusfasern ein excitirendes Centrum im Gehirn erregen, worauf reflectorisch Gefässverengerung, Druckerhöhung und durch die Wirkung des erhöhten Drucks auf Ursprung und Ende des Vagus wieder Abnahme der Pulsfrequenz sich einstellt. Doch ist in diesem Fall, obgleich die Druckzunahme grösser ist als bei centrifugaler Splanchnicusreizung, dennoch die Pulsfrequenz nicht in gleichem Grade vermindert, was entweder davon herrühren kann, dass die reflectorische Verengerung der Hirnarterien die Erregung des Vaguscentrums mindert oder davon, dass auch die excitirenden Herznerven in gewissem Grade reflectorisch erregt werden. Wäre letzteres der Fall, so würden die sensibeln Nerven der Baucheingeweide mit dem Herzen sowohl durch einen Hemmungsreflex wie durch einen Erregungsreflex verknüpft sein, da auf den ersteren die S. 289 erwähnten Beobachtungen von Goltz hinweisen: es würde dann auf das Ueberwiegen der einen oder andern Wirkung ankommen, ob die Reizung der sensibeln Unterleibsnerven Beschleunigung oder Verlangsamung des Pulses zur Folge hat. Die Wechselwirkung, die zwischen der Anämie oder Hyperämie der Unterleibsgefässe und der Pulsfrequenz besteht, führt Asp, mindestens zu einem grossen Theil, zurück auf die Verhältnisse der Blutvertheilung. Mindert sich der Tonus der Unterleibsgefässe, so dass sich eine grössere Blutmasse in den Unterleibsvenen ansammelt, so wird Anämie des Gehirns eintreten und in Folge dessen die Erregung der Vaguswurzeln herabgesetzt, der Puls also beschleunigt und wegen des verminderten Druckes auch

*) M. und E. Cyon, Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1867. v. Bezold, Untersuchungen aus dem Würzburger Laboratorium, II.

kleiner werden. Contrahiren sich dagegen die abdominalen Gefässmuskeln energisch, so wird sich die Blutmasse in den Unterleibsgefässen mindern, im Gehirn vermehren: jetzt werden die Vagusursprünge stärker erregt, der Puls wird verlangsamt und kräftiger *).

Zu §. 124. Arterielles und venöses Blut.

Pflüger hat neuerdings die Bedingungen der Blutfärbung näher untersucht. Nach seinen Beobachtungen ist die letztere abhängig 1) von der Menge der Blutkörperchen und 2) bei gegebener Blutkörperchenmenge von dem Sauerstoffgehalt des Blutes. Ein gegebenes Blut wird um so heller, je mehr man ihm O zuführt. Von zwei verschiedenen Blutsorten kann aber die sauerstoffreichere trotzdem dunkler erscheinen, da die grössere Blutkörperchenmenge die Blutfarbe verdunkelt, während doch mit der Zahl der Blutkörperchen (d. h. der Quantität Hämoglobins) der O-Gehalt zunimmt. Von dem CO_2-Gehalt ist die Blutfarbe unabhängig. Setzt man zu zwei Blutproben gleiche Quantitäten O und zu der einen ausserdem CO_2, so haben beide die gleiche Farbe **).

Zu §. 131. Abhängigkeit der Athembewegungen vom Nervensystem.

Pflüger hat die Frage, ob der Sauerstoffmangel oder die Kohlensäureanhäufung im Blute die Athembewegungen anrege, durch entscheidende Versuche zur Erledigung gebracht, und zwar im selben Sinne, in welchem sie schon W. Dohmen beantwortet hatte (S. 349 und 50): sowohl der O-Mangel wie die CO_2-Anhäufung wirken erregend, aber der erstere in weit überwiegendem Grade. Pflüger erzeugte bei Thieren Dyspnö, indem er dieselben reines Stickgas einathmen liess, und untersuchte den Gasgehalt des Blutes vor, während und nach der Dyspnö. Es ergab sich, dass während der Athmung des N-Gases die Blut-CO_2 vermehrt, vermindert und unverändert sein kann, und dass die heftigste Dyspnö immer mit dem grössten O-Mangel zusammentrifft, während die CO_2 gleichzeitig sogar vermehrt sein kann. Der CO_2-Gehalt bei normaler Athmung schwankte zwischen 17,4 und 36,9 proc., bei N-Dyspnö zwischen 25,3 und 29,9 proc., der O-Gehalt aber sank von 14—18 proc. bei normaler Athmung auf 1,5—2,5 proc. bei heftigster Dyspnö. Dass jedoch auch die CO_2-Anhäufung, wenngleich nur in geringerem Grade, Dyspnö erzeugt, geht aus folgendem Versuch hervor Pflüger mischte in einem grossen Spirometer CO_2 mit O-Gas und liess Thiere dieses Gasgemenge athmen; auch hier entstand Dyspnö. Die Untersuchung des Blutes zeigte, dass sowohl der O- wie der CO_2-Gehalt während der Dyspnö grösser geworden war, diese konnte also nur von der CO_2 bedingt sein. Was die Ursache der Dyspnö bei Sauerstoffmangel betrifft, so vermuthet Pflüger, dieselbe entstehe aus der Anhäufung leicht oxydabler Producte im Blut, welche, etwa ähnlich wie die Blausäure, toxisch auf das verlängerte Mark wirken ***).

*) Asp, Ber. der sächs. Ges. zu Leipzig, 1867.
**) Pflüger, Archiv f. die ges. Physiologie, 1.
***) Pflüger, Archiv f. d. ges. Physiologie, 1.

Zu §. 158. Chemische Zusammensetzung der Nervensubstanz.

An der Existenz des Protagon sind schon jetzt, kurze Zeit nach der Entdeckung dieses Körpers, wiederum Zweifel erhoben worden. Nach Köhler ist dasselbe ein Gemenge verschiedener, noch nicht zersetzter Hirnbestandtheile, aus welchen auf Zusatz von Wasser krystallinische Umwandlungsproducte entstehen. Vermischt man nicht, wie Liebreich es gethan, das Gehirn mit Wasser, von dem Köhler vermuthet, dass es schon Umsetzungen der Molecüle bewirke, sondern extrahirt man statt dessen mit Alkohol und Aether, so wird kein einziges der von Liebreich aus dem Protagon dargestellten Umsetzungsproducte erhalten. Aus dem kalten Aetherextract fällte Köhler mit absolutem Alkohol eine weisse neutrale Substanz, die N und P enthielt, und die K. als Myeloidin bezeichnet; ausserdem enthielt die Lösung Cholesterin und einen sauren, ebenfalls N- und P-haltigen Körper, Myeloidinsäure. Beim Kochen mit Wasser oder mit Alkohol und Aether gibt sowohl das Myeloidin wie die mit Aether extrahirte Hirnsubstanz Myelinformen. Aus dem Myeloidin entstand durch Einwirkung der Wärme ein saurer Körper, Neurolsäure (wahrscheinlich identisch mit Frémy's Oleophosphorsäure). Frémy's Cerebrinsäure ist nach K. ein Gemenge von Cholesterin, von Zersetzungsproducten des Myeloidins und von einem weiteren, N- und P-freien Körper, Myelomargarin.

Zu wesentlich andern Resultaten führten die Untersuchungen von Diakonow und Hoppe. Nach ihnen ist das Protagon Liebreich's ein Gemenge eines P-freien Körpers, den sie Protagon nennen, mit einem P-haltigen, dem Lecithin, welches letztere namentlich auch einen Bestandtheil des Eigelbs bildet, wo es schon früher von Gobley gefunden wurde. Das phosphorfreie Protagon soll identisch mit dem Cerebrin W. Müller's sein. Das Lecithin scheint überall an Eiweissstoffe gebunden zu sein, im Dotter bilden sie z. B. mit demselben das s. g. Vitellin. Nach der Extraction des Lecithin's sind diese Eiweissstoffe geronnen. Nach Hoppe's Ansicht muss daher eine Gruppe von Körpern unterschieden werden, die complicirter als die Eiweissstoffe zusammengesetzt sind, indem die letzteren erst aus der Zerspaltung jener Körper hervorgehen *).

*) Köhler, Archiv f. pathol. Anatomie, Bd. 41. Diakonow, med. Centralblatt 1868. Hoppe-Seyler, medicinisch-chemische Untersuchungen, 2.

Sach-Register.

Abducens, Lähmung desselben 596.
Aberration s. Abweichung.
Abklingen der Farben 575.
Absonderungen 367.
Absonderungen, ihr Verhältniss zur aufgenommenen Nahrung 395.
Absterben, Veränderungen der Erregbarkeit während desselben 483.
Abweichung wegen der Kugelgestalt 525, 548.
Abweichung wegen der Farbenzerstreuung 525, 547.
Accessorius, als Herznerv 288.
Accomodation 535.
Accomodation, Muskelwirkung bei ders. 543.
Accomodation, ihr Einfluss auf die Tiefenvorstellung 609.
Accomodationsbreite 537, 538.
Accomodationsgeschwindigkeit 546.
Accomodationslinie 536.
Achromatisches Linsensystem 526.
Adaptation 535, 543.
Aderfigur 553.
Aderhaut 519.
Aether 9.
Aetherische Oele 25.
Aequator des Nerven oder Muskels 433.
Aequivalent, endosmotisches 65.
Aequivalenz von Wärme und Arbeit 126.
Aesthesodische Substanz 657.
Aggregatzustand der organ. Gewebe 44.
Albumin 20.
Albumin im Harn 380.
Albuminate s. Eiweisskörper.
Alkaloïde 24.
Allantoin 385.
Allantois 703.
Alternative, Volta'sche 477.
Ambos 611.
Ametropie 537.
Ammoniak im Harn 379.
Amnion 702.
Amplitude der Schallschwingungen 618.
Amylum s. Stärkmehl.
Anelektrotonus 441, 472.
Animales Blatt 694.
Antiperistalische Bewegungen 177.
Aplanatisches Linsensystem 526.
Arbeit der Muskeln s. Muskelarbeit.
Arten, Entstehung ders. 153.
Arterielles Blut 322.
AssociirteBewegungen s. Mitbewegungen.
Astatisches Nadelpaar 445.
Astigmatismus 550.
Athemritze 641.
Athmung 336.
Athmungsbewegungen 338
Athmungsbewegungen, ihr Einfluss auf die Blutbewegung 309.
Athmungsbewegungen, ihre Abhängigkeit vom Nervensystem 346, 709.
Athmungsbewegungen, ihr Einfluss auf den Gasaustausch 353.
Athmungsdruck 346.
Athmungsfrequenz 338.
Athmungsgrösse 343.
Athmungsluft 351.
Athmungsorgane, Structur derselben 336.
Atome 9.

Atrope Linie 585.
Atropin, sein Einfluss auf die Iris 545.
Aufbau der Gewebe und Organe 33.
Aufsaugende Organe 218.
Aufsaugung 217, 225.
Auge, Bau desselben 517.
Auge, schematisches 532.
Auge, reducirtes 532.
Augenaxe 530.
Augenbewegungen 579.
Augenbewegungen, ihr Einfluss auf die Tiefenvorstellung 609.
Augenmuskeln 522, 591.
Augenmuskelsystem, künstliches 591.
Augenspiegel 536, 540.
Ausathmung s. Exspiration.
Ausgaben des Körpers 395.
Axe, optische 530.
Axencylinder 422.
Axenfaden 422.
Axenorgane 35.

Basen des Pflanzenreichs 24.
Basen des Thierreichs 26.
Bauchpresse 178.
Bauchspeichel 204.
— —, Verdauung durch dens. 206.
Bauchspeicheldrüse 200.
Befruchtung 150, 688.
Begattung 689.
Benzoësäure im Harn 386.
Bernsteinsäure im Harn 379.
Belladonna, ihr Einfluss auf die Iris 545.
Beugungswellen 615.
Bewegung der Nahrungssäfte in der Pflanze 114.
Bewegung von Flüssigkeiten in Röhren 295.
Bewegungen des Auges 579, 609.
Bewegungsempfindungen 515.
Bewegungserscheinungen der Zelle 92.
Beziehungsverrichtungen 418.
Beziehungsverrichtungen d. Embryo 706.
Biconvexlinse 524.
Biliprasin 209.
Bild, optisches 524.
Biliphäin 209.
Bilirubin 209, 329.
Biliverdin 209.
Bindegewebe 38.
Blattgebilde 35.
Blickfeld 580.
Blickpunkt 580.
Blickraum 580.
Blinde, Ortsinn bei denselben 514.
Blut 246.
—, Formbestandtheile dess. 246.
—, chemische Bestandtheile dess. 249.
—, arterielles und venöses 322, 709.
Blutbereitung 244.
Blutbewegung 276.
Blutdruck 303.
Blutgase 257.
—, ihr Einfluss auf die Respiration 360.
Blutgefässdrüssen, Veränderungen des Blutes in denselben 323.
Blutgerinnung 266.
Blutkörperchen 247, 252.
Blutkörperchen, ihr Verhältniss zum Plasma 269.
Blutkreislauf 276.
Blutkrystalle 253.
Blutmenge 275.
Blutplasma s. Plasma.
Blutzellen s. Blutkörperchen.
Bogengänge 613.
Brechungsverhältniss 524.
Brechungsvermögen der Augenmedien 529.
Brennpunkt 524, 531.
Brennweite 524
Brille 537.
Brunner'sche Drüsen 200.
Brunst 685.
Brustdrüsen 369.

Calabarbohne, ihr Einfluss auf die Iris 545.
Camerá obscura 526.
Capacität, vitale 343.
Capillaren s. Haargefässe.
Cardinalpunkte, optische 531.
— —, ihre Veränderung bei der Accomodation 542.
Cardinalvenen 699.
Caseïn 20.
Caustische Linie 543.
Cellulosehaut der Pflanzenzelle 13

Centralorgane, Bau derselben 650.
Cerebrin 23, 710.
Cerebrospinalflüssigkeit 368.
Charniergelenke 631.
Chemische Elemente im Organismus 9.
Chemische Reizung 463.
Chemische Stoffe, Einwirkung ders. auf die Erregbarkeit 481.
Chemische Zusammensetzung der Zelle 17.
Chemismus der Zelle 79.
Chemismus der Nerven- und Muskelthätigkeit 493.
Chlornatrium im Harn 388.
Chloroform, sein Einfluss auf d. Iris 544.
Chlorophyll 24.
Chlorpepsinwasserstoffsäure 198.
Cholepyrrhin 209.
Cholesterin 29, 209.
Cholalsäure 27, 29.
Chondrin 23.
Chondogen 23.
Chorda dorsalis 695.
Chorion 702.
Chorioidea 519.
Chromatische Abweichungen 525, 547.
Chylusgefässe 221.
Chylus 233.
—, Menge dess. 238.
—, Bildung dess. 240.
—, Bewegung dess. 241.
Chymus 194.
Ciliarfortsätze 519.
Ciliarmuskel 519.
Circularpolarisation 55.
Cohäsion der Gewebe 49.
— der Muskeln 430.
Colla 23.
Collagen 23.
Colloidsubstanzen 48.
—, Diffusion ders. 71.
Colostrumkörperchen 369.
Combinationstöne 623.
Complementärfarben 563.
Concavbrille 537.
Conjugation 140.
Consonanten 649.
Contrast, binocularer 606.
Contrasterscheinungen 577.
Convexbrille 537.
Convexlinse, Wirkung einer solchen 524
Copulation 140.
Cornea s. Hornhaut.
Corpora lutea 685.
Corti'sche Fasern 613.
Corti'sche Membran 613.
Cotyledonen 704.
Curare 290, 482.
Cuvier'scher Gang 699.
Cyklopisches Auge 600.
Cylinderbrillen 550.

Darmbewegungen 175.
Darmsaft 202.
Dauer des Blutstroms 321.
Decidua 703.
Deckpunkte 599.
Depressor, nerv. 315.
Descemet'sche Haut 518.
Diabetes 331.
Diamagnetismus 59.
Diastase 24.
Diastole 280.
Diastole, Blutgeschwindigkeit während derselben 321.
Dickdarmsaft 213.
Dickdarmverdauung 213.
Diffusion durch organ. Membranen 63.
Diffusion, elektrische 72.
Diffusionsgeschwindigkeit 66.
Dioptrik des Auges 530.
Disdiaklasten 424.
Disparate Punkte 599.
Dissonanz der Töne 621.
Donders'sches Gesetz 581.
Doppelbrechung 54.
Doppeltsehen 602.
Dotter 147.
Dotterfurchung 150.
Dotterhaut 147.
Dotterkreislauf 699.
Dove'scher Glanz 606.
Drehgelenke 631.
Drehpunkt des Auges 579.
Druck der Flüssigkeit in einer Röhre 295.
Druckbild 557.
Druckhöhe 296.

Drucksinn 512.
Drüsen 42.
Drüsengewebe 36.
Drüsensecrete 369.
Drüsenströme 58.
Ductus arteriosus Botalli 700.
Ductus venosus Arantii 700.
Dünndarmverdauung 199.
Durst 169.
Dyspepton 196

Ei 148.
—, Reifung dess. 685.
Eierstock 682.
Eigenlicht der Netzhaut 557.
Eigenwärme 132, 409.
Eihüllen 702.
Einathmung 338.
Eindringen der Samenfäden 689.
Einfallsloth 523.
Einnahmen des Körpers 395.
Eiweissernährung 398.
Eiweisskörper 19.
Eiweisskörper, Aufsaugung ders. 229.
Elasticität der Gewebe 50.
Elasticität der Muskeln 430.
Elasticitätsveränderungen der Muskeln bei der Zusammenziehung 492.
Elastin 23.
Elastische Röhren, Flüssigkeitsbewegung in denselben 285.
Elastisches Gewebe 39.
Elastische Substanz s. Elastin.
Elektrische Eigenschaften der Gewebe 57.
Elektrische Eigenschaften der Nerven u. Muskeln 432.
Elektrische Eigenschaften, Theorie derselben 435.
Elektrische Reizung der Nerven und Muskeln 452.
Elektrische Reizung der Netzhaut 557.
Elektrische Vorgänge in den thätigen Nerven und Muskeln 485.
Elektroden, unpolarisirbare 444.
Elektrotonus 440.
— —, Theorie desselben 442.
Elektrotonus, Veränderungen der Erregbarkeit in demselben 472.
Elektrotonus, Nachwirkungen dess. 476.
Elementarorganismen, Functionen ders. 60.
Ellenbogengelenk 631.
Emmetropie 537.
Empiristische Theorie 508.
Emulsin 24.
Endkolben 510.
Endosmose 63.
Endplatten der Nerven 425.
Entoptische Erscheinungen 551.
Entwicklung 150, 692.
Erection 689.
Ergänzungsfarben 563.
Erhaltung der Kraft 124.
Ermüdung 478.
Ernährung, Physiologie ders. 161.
Ernährung der Pflanzen 106.
Ernährung der Thiere 116.
Ernährung des Embryo 704.
Erregbarkeit der Nerven u. Muskeln 447.
—, Veränderungen ders. 472, 477, 481.
Erregung, Verlauf derselben 466.
— —, Fortpflanzung ders. 466.
Eustach'sche Röhre 611.
Excitomotorisches Nervensystem 663.
Excremente 214.
— —, Entleerung ders. 178.
Exspiration 338.

Fäcalentleerung 178.
Fäces 214.
Fäulniss 90.
Fallsucht 668.
Farben, einfache 559.
— —, zusammengesetzte 562.
Farbenblindheit 564.
Farbenempfindung 559.
—, Theorie ders. 568.
Farbeninduction 578.
Farbenkreisel 567.
Farbenzerstreuung 547.
Farbstoffe, pflanzliche 24.
Farbstoffe, thierische 25.
Faserstoff 20, 249.
Fechner'sches Gesetz 504.
Fermente 89.
Fernpunkt der Accomodation 537.
Fett, Ernährung mit dems. 399.

Fette, pflanzliche 25.
Fette, thierische 29.
Fette, Aufsaugung derselben 225.
Fettsäuren 28.
Feuchtigkeit, wässerige im Auge 517.
Fibrin s. Faserstoff.
Fibrinogene Substanz 20, 21, 250.
Fibrinoplastische Substanz, 20, 21, 250.
Filtration 61.
Fixationspunkt 580.
Fleck, blinder im Auge 554.
—, gelber 520.
Fleischfütterung 398.
Flimmerbewegungen 99.
Flüssigkeiten, ihre Bewegung in Röhren 295.
Flüssigkeitsreibung 298.
Flüstersprache 646.
Follikel, geschlossene des Darms 224.
Formbestandtheile der Zelle 10.
Fortpflanzung der Zelle 103.
Fortpflanzung der Organismen 133.
Fortpflanzung, ungeschlechtliche 138.
— —, geschlechtliche 143.
Fortpflanzung der Erregung 466.
Fortpflanzung im Elektrotonus 474.
Froschstrom 439.
Froschschenkel, stromprüfender 451.
Fruchtbarkeit 136.
Fruchthof 693, 695.
Fruchtwasser 691, 702.
Furchung 150, 693.

Gährung 87.
Galle 209.
—, Verdauung durch dieselbe 212.
Gallensäuren 26, 330.
Gallenstoffe, ihre Bildung 329.
Gallertgewebe 38.
Galvanometer 444.
Ganglienzellen s. Nervenzellen.
Gase, Austausch derselben beim Athmen 351.
Gasaustausch, Abhängigkeit desselben vom Blut 360.
—, Abhängigkeit von der Ernährung und den Muskelbewegungen 356.
Gase des Bluts 257.
Gase des Harns 380.
Geburt 691.
Gefässblatt 694.
Gefässe 42.
Gefässe, Bau und Eigenschaften ders. 294.
Gefässe, Innervation derselben 313, 708.
Gefässgewebe, pflanzliches 34.
Gefässknäuel der Niere 376.
Gefässsystem, Entwicklung dess. 699.
Gehen 637.
Gehirn 652.
—, Functionen dess. 668.
Gehirnfunctionen, zeitl. Verlauf ders. 674.
Gehörknöchelchen 611.
Gehörorgan 611.
Gehörsempfindungen 617.
Gehörsvorstellungen 625.
Gelbe Körper 685.
Gelenke 631.
Gelenkbewegungen 631.
Gemeingefühl 516.
Generationswechsel 141.
Genussmittel 168.
Geräusch 617.
Gerinnung des Blutes 266.
Geruchssinn 626.
Geruchsorgan 626.
Gesammtgaswechsel 365.
Gesichtslinie 533.
Gesichtsfeld 595.
Gesichtssinn 517.
Gesichtsvorstellungen 579.
Gesichtswinkel 534.
Geschlechtsdifferenz 143.
Geschlechtsorgane 682.
Geschlechtsreife 684.
Geschlechtsproducte 147, 684.
Geschmackssinn 628.
Geschwindigkeit des Blutstroms 317.
Geschwindigkeit der Erregungsleitung 466.
Geschwindigkeitshöhe in Gefässen 296.
Gewebe, pflanzliche 34.
— —, thierische 36.
Gewerbgelenke 631.
Giesskannenknorpel 639.
Gifte, ihr Einfluss auf die Erregbarkeit 482.
Glanz 606.
Glaskörper 518.
Globulin 20, 254.

Glomeruli renales 376.
Glossopharyngeus 629.
Glycerin 29.
Glycerinphosphorsäure 29.
Glycocholsäure 26.
Glykogen 28, 330.
Grenzmembran der Netzhaut 520.
Grundempfindungen des Lichts 565.
Grundfarben 565.
Grundlinie 580.
Grundmembran 613.

Haargefässe 37.
Hämatin 26, 253.
Hämatoglobulin, Hämatokrystallin s. Hämoglobin.
Hämin 253.
Hämodynamometer 306.
Hämoglobin 20, 26, 253.
Hammer 611.
Harn, Bestandtheile und Eigenschaften 377.
Harnabsonderung 375, 389.
— —, Theorieen derselben 393.
Harnausscheidung 394.
Harnfarbstoffe 379.
Harnkanälchen 375.
Harnmenge 378.
Harnsäure, 27, 384.
Harnstoff, 26, 380.
Harnzucker 379.
Harze 25.
Hauptblickpunkt 584.
Hauptbrennweite 531.
Hauptebene 531.
Hauptpunkte 531.
Hautathmung 363.
Hautstrom 58.
Hauttalgabsonderung 374.
Hefe 89.
Hemisphären des Gehirns 669.
Hemmungsnerven 448.
Herumschweifender Nerv s. Vagus.
Herz, Bau desselben 277.
—, Bewegungen dess. 280.
—, Kraft dess. 283.
—, Blutbewegung in dems. 283.
—, Innervation dess. 285, 707.
Herzbewegungen 280.
Herzkraft 283.
Herzkraft, ihr Einfluss auf die Blutbewegung 301.
Herzschlag 291.
Herzstoss 282.
Herztöne 282.
Hinterstränge des Rückenmarks 609.
Hippursäure 27, 385.
Hirnanhang 328.
Hirnschenkel 670.
Hoden 682.
Homocentrisches Licht 524.
Homöotherme 132.
Hornhaut 518, 526.
Hornsubstanz 26.
Horopter 606.
Hubhöhe der Muskeln 497
Hüftgelenk 632.
Hunger 169.
— —, Stoffwechsel in demselben 404.
Hypermetropie 537.
Hyperopie 537.

Identitätstheorie 604.
Indican 379.
Inductionsapparat 460.
Inductionswirkungen, unipolare 462.
Inhalt der Zelle 11.
Innervationsempfindungen 515.
Inosinsäure 27.
Inosit 28.
Inspiration 338.
Intercellularsubstanz 38.
Interferenz der Töne 622.
Iris 519.
Irradiation 550.
Irritabilität der Muskeln 453.

Kalk, oxalsaurer, im Harn 379.
Kaltblütige Thiere 132.
Katelektrotonus 441, 472.
Kehlkopf 639.
Kehlkopfspiegel 645.
Keimbläschen 147.
Keimblase 693.
Keimfleck 147.
Keimzellen 140.
Keratin 23.
Kern der Zelle 11.

Kernkörperchen 11.
Kinesodische Substanz 657.
Klang 617, 619.
Klangfarbe 618.
Klangfarbe der Stimme 642.
— — der Vocale 646.
Klangstärke 618.
Kleinhirn 671.
Kniegelenk 632, 633.
Knochengewebe 39.
Knorpelgewebe 40.
Knospenbildung 139.
Knotenpunkte 531.
Kochsalz im Harn 388.
Körnerschichten der Netzhaut 520
Kohlenhydrate 25.
—, bei der Ernährung 399.
Kohlensäure im Blute 258.
— —, Ausathmung ders. 352.
Kopfkappe 702.
Kraft, Erhaltung der 124.
Kreatin im Harn 378.
Kreatinin im Harn 378.
Kreislauf der Stoffe 122.
— — des Blutes 276.
Kreuzungspunkt der Richtungsstrahlen 533.
— — der Visirlinien 534.
Krystalllinse 517, 527.
Krystalloidsubstanzen 48.
Kugelgelenke 682
Kugelgestalt, Abweichung wegen ders. 525, 548.
Kurzsichtigkeit 537.
Kymographion 307.

Labdrüsen 188.
Labyrinth 612.
Labzellen 188.
Längsschnitt des Nerven oder Muskels 432.
Laryngeus (sup. und inf.), sein Einfluss auf die Athmungsbewegungen 347.
Latente Reizung 466.
— — bei Reflexbew. 661.
Laufen 638.
Lautsprache 646.
Lebendige Kraft 124.
Leber 200.
— —, Stoffwechsel in derselben 329.
Leberamylum 330.
Legumin 20.
Leim, Ernährung mit dems. 398.
Leimgebende Substanz 23.
Leitung d. Eindrücke im Rückenmark 656.
Leukämie 273.
Lichtbrechung im Auge 530.
Lichtchaos 557.
Lichtempfindung 554.
Lichtempfindung, Intensität ders. 569.
Lichtentwicklung der Zelle 102.
Lichtstärke 569.
Lichtstrahlen, Gang derselben im Auge 530.
Lieberkühn'sche Drüsen 199.
Lingualis als Geschmacksnerv 629.
Linsenreflexe, ihre Veränderung bei der Accomodation 542.
Linsensubstanz 36.
Linsensystem, achromatisches 526.
— —, aplanatisches 526.
Listing'sches Gesetz 584.
Localzeichen 594.
Lochien 692.
Luftgehalt der Lunge 343.
Lunge 336.
Lungenathmung 336.
Luxusconsumtion 383.
Lymphe 233.
— —, Menge ders. 238.
— —, Bildung ders. 240.
— —, Bewegung ders. 241.
Lymphdrüsen 222.
Lymphgefässe, Aufsaugung durch dieselben 231.
Lymphgefässe der Niere 376.
Lymphgefässsystem 221.
Lymphkörperchen des Blutes 246, 271.

Magenbewegungen 174.
Magensaft 189.
Magenschleim 189.
Magenschleimdrüsen 189.
Magenschleimhaut, Structur ders. 188.
Magenverdauung 188.
Magnetelektromotor 460.
Malphighi'sche Bläschen der Lunge 320.
— — Gefässknäuel der Niere 376.
— — Körperchen der Milz 324.

Manège-Bewegungen 616.
Mechanische Reizung 463.
Mechan. Reizung der Netzhaut 557.
Medullarrohr 695.
Meibom'sche Drüsen 523.
Melanin 26.
Membran der Zelle 11.
Menstruation 685.
Meridiane der Netzhaut 598.
Metamorphosen der Nahrungsstoffe im Thierkörper 119.
Metapepton 196.
Mikropyle 147.
Milch 369.
Milch, Absonderung ders. 371.
Milchsäure 30.
Milchsäure im Harn 379.
Milchzucker 28.
Milz 323.
Mimische Bewegungen 667.
Mitbewegungen 449.
Mitempfindungen 449.
Modificationen der Erregbarkeit 477.
Molecularhypothese des Nerven- und Muskelstroms 436.
Molecularkräfte der Zelle 102.
Monochromatische Abweichungen 548.
Mouches volantes 552.
Mucin 24.
Mücken, fliegende 552.
Müller'sche Gänge 697, 701.
Mundhöhle, Structur ders. 179.
— —, Secrete 180.
— —, Verdauung in ders. 187.
Mundsaft 182.
Mundschleim 182.
Muskelarbeit 127, 496.
Muskelarbeit, Stoffwechsel bei ders. 406.
Muskelbewegungen 101, 630.
Muskelbewegungen, ihr Einfluss auf die Blutbewegung 312.
Muskelerregbarkeit 453.
Muskelgefühle 515.
Muskelgewebe 36, 423.
— —, chemische Zusammensetzung dess. 428.
Muskelirritabilität 459.
Muskelkraft 497.
Muskelkräfte, Theorie ders. 499.
Muskeln des Auges 522, 591.
Muskelrhombus 438.
Muskelstrom 432.
— —, Theorie dess. 435.
Muskelwirkung bei d. Accomodation 543.
Muskelwirkung an den Gelenken 643.
Myelin 23.
Myographion 468.
Myopie 537.
Myosin 20, 328.

Nabelstrang 704.
Nachbilder 573.
— —, Stereoskopie mit denselben 605.
Nachwirkungen des Elektrotonus 476.
Nähepunkt der Accomodation. 537.
Nahrungsbedürfniss 167.
Nahrungsmittel 162.
Nahrungsschlauch, Entwicklung dess. 699.
Nahrungsstoffe der Pflanze 106.
— — des Thierleibes 116, 162.
Nativistische Theorie 508.
Nebennieren 328.
Negative Schwankung 485.
Nervenendigung in den Muskeln 424.
Nervenerregbarkeit 447.
Nervenfasern 421.
Nervenfaserschichte der Netzhaut 520.
Nervengewebe 37, 419
— —, chemische Zusammensetzung dess. 427, 710.
Nervengifte 482.
Nervenkräfte, Theorie ders. 499.
Nervenstrom 432.
— —, Theorie desselben 435.
Nervensystem, Organe dess. 43.
—, Entwicklung dess. 697.
Nervenzellen 419.
Nervenzellenschichte der Netzhaut 520.
Nervmuskelpräparat 451.
Netzhaut 519.
Netzhaut, lichtempfindende Elemente ders. 521.
Netzhauterregung, Verlauf ders. 572.
— —, Nachwirkung ders. 573.
Netzhautgefässe, entoptische Wahrnehmung ders. 553.
Netzhauthorizont 680.

Netzmembran 614.
Nicotin, sein Einfluss auf die Iris 545.
Nieren, Structur ders. 375.
— —, Absonderungsprocess in dens. 389.
Oberhautgewebe 36.
Obertöne 622.
Occipitalpunkt 584.
Ohr 611.
Ohrmuschel 611.
Ohrtrompete 611.
Oleïn 29.
Ophthalmometer 528.
Optische Eigenschaften der Gewebe 53.
Optometer 538.
Organe, pflanzliche 35.
— —, thierische 41.
Ortsbewegungen 636.
Ortssinn 513.
Oxydation im Thierkörper 122.
Ozon im Blute 254, 267.

Pacinische Körperchen 510.
Palmitin 29.
Pankreas vergl. Bauchspeicheldrüse.
Papillen der Zunge 628.
Parallaxe, entoptische 553.
Parapepton 196.
Parelektronomische Strecke 434.
Parenchymgewebe 34.
Parotidenspeichel 181.
Paukenhöhle 611.
Parthenogenesis 141.
Pendelmyographion 471.
Pepsin 20, 190.
Peptone 195.
Pericardialflüssigkeit 368.
Peristaltische Bewegungen 175.
Peritonealflüssigkeit 368.
Petit'scher Kanal 521.
Peyer'sche Drüsenhaufen 224.
Pfeilgift s. Curare.
Pflanzenalkaloide 24.
Pflanzeneiweiss 20.
Pflanzencaseïn 20.
Pflanzenfarbstoff 24.
Pflanzenfibrin 20.
Pflanzenglutin 24.
Pflanzenmucin 24.
Pflanzensäuren 25.
Pflanzenzelle 13.
Phosphen 557.
Phosphorsäure im Harn 388.
Physikalische Eigenschaften der Zelle 10.
Physiologie, Begriff und Aufgabe ders. 1.
— —, Methoden und Hülfsmittel ders. 3.
— —, Eintheilung ders. 5.
— —, allgemeine 7.
— —, specielle 159.
Physiologische Zeit 675.
Pigmente 25.
Placenta 703.
Placentarblutbahn 699.
Plasma 246, 249.
Plasma, Verhältniss seiner Bestandtheile zu denjenigen der Blutkörperchen 269.
Pökilotherme 132.
Polarisation 443.
Pollenkorn 150.
Pons Varoli 670.
Pore (der Pflanzenzelle) 14.
Porenkanäle des Darmepithels 220.
Positive Schwankung des Muskelstroms 489.
Presbyopie 537.
Primärstellung 582.
Primitivstreif 695.
Primordialschädel 698.
Primordialschlauch 13.
Proembryo 150.
Pronationsgelenk 631.
Prosenchymgewebe 34.
Protagon 23, 710.
Protein 22.
Proteinkörper 22.
Protoplasma 11.
Protoplasmabewegungen 93.
Psychologische Theorie 508.
Psychophysisches Gesetz 504.
Ptyalin 181, 187.
Pubertät 684.
Pulsfrequenz 291.

Quellungsfähigkeit der Gewebe 47.
Querschnitt des Nerven oder Muskels 432.

Raddrehung 581.

Recurrens, sein Einfluss auf die Athmungsbewegungen 347.
Reducirtes Auge 532.
Reduction, chemische durch den Pflanzenorganismus 115.
Reflexbewegungen 449, 660.
Reflexempfindungen 664.
Reflexhemmungen 449.
Regenbogenhaut s. Iris.
Regeneration 139.
Reibung von Flüssigkeiten 298.
Reizbarkeit 447.
Reize 447.
Reizschwelle 504
Reizung, Verlauf derselben 466.
— —, Veränderungen der Erregbarkeit durch dieselbe 481.
Reizung des Sehnerven 557.
Resonatoren 621.
Respiration s. Athmung.
Retina 519.
Rhythmus der Athmungen 323.
Richtkreise 584.
Richtung des Muskelzugs 590.
Richtung des Schalls, Wahrnehmung ders. 580.
Richtungslinie 533.
Richtungsstrahl 533.
Riechstoffe 627.
Riechzellen 626.
Ringknorpel 639
Rippenbewegungen beim Athmen 325.
Ritter-Vallisches Gesetz 460.
Rohrzucker 25.
Rollung des Auges 581.
Rückenmark, Bau desselben 650.
— —, Functionen dess. 656.

Säuren des Pflanzenreichs 25.
— — des Thierreichs 26.
— —, stickstofffreie 28.
Salze des Harns 387.
Same 149.
Samenelemente, Bewegungen der 100, 688.
Sammellinse, Wirkung ders. 493.
Sammelröhren 375.
Sarkode 12.
Sarkolemma 423.
Sattelgelenke 587.
Sauerstoff im Blute 259.
Sauerstoff, Einathmung dess. 336.
Scelet 43.
Sceletbewegungen 630.
Schall 617.
Schallleitung 614.
Schatten, farbige 547.
Scheiner'scher Versuch 506, 508.
Schilddrüse 327.
Schildknorpel 639.
Schimmel 89.
Schlaf 676.
Schleimabsonderung 356.
Schleimdrüsen 179.
Schleimgewebe 38.
Schleimstoff 356.
Schlemm'scher Kanal 519.
Schlucken 172.
Schmelzprismen 42.
Schnecke 613.
Schraubencharnier 631.
Schrittdauer 593.
Schrittlänge 593.
Schultergelenk 632.
Schwangerschaft 691.
Schwankung, negative 485.
Schwanzkappe 702.
Schwebungen des Klangs 622.
Schwefelsäure im Harn 388.
Schweissabsonderung 372.
Schwerkraft, ihr Einfluss auf die Blutbewegung 299.
Schwerpunkt des Körpers 637.
Schwingungsamplitude der Töne 618.
Schwingungsdauer der Töne 618.
Schwingungsform 618.
Schwingungszahl der Töne 618.
Sclerotica 518.
Secrete 367.
Secretionen, ihr Einfluss auf die Blutbewegung 312.
Secretorische Nerven 448.
Sehaxe 533.
Sehen, indirectes 556.
Sehfeld, monoculares 593.
— —, binoculares 598.
— —, Entstehung dess. 594.
Sehfelder, Wettstreit ders. 606.

Sehhügel 670.
Seitenstränge 659.
Sinnesempfindungen 502.
Sinnesvorstellung 507.
Sinnesorgane, Entwicklung ders. 698.
Sinneswahrnehmung 507.
Sirene 623.
Spannkraft 124.
Specifisches Gewicht der Gewebe 48.
Spectrum 560.
Sphärische Abweichung 525, 548
Sphygmograph 309.
Sphygmometer 309.
Speichel 183.
Speichelabsonderung 183.
Speicheldrüsen 179.
Speisebrei 194.
Spiegelbilder der Linse 542.
Spiralgelenke 632.
Spirometer 344.
Splanchnicus 178.
Sporenbildung 140.
Sprachlaute 646.
Stäbchen der Netzhaut 520.
Stearin 29.
Stehen 636.
Steigbügel 611.
Stereoskop 604.
Stimmbänder 640.
Stimmbildung 639, 642.
Stimmorgan 639.
Stimmritze 641.
Stoffwechsel der Zelle 60.
Stoffwechsel der Pflanzen 106.
Stoffwechsel der Thiere 116.
Stoffwechsel des Menschen 395.
Streifenhügel 669.
Stroboskopische Scheiben 573.
Sublingualspeichel 182.
Submaxillarspeichel 181.
Supinationsgelenke 651.
Sympathicus 677.
Sympathicus als Herznerv 287.
Syntonin 20.
Systole 280.
— —, Blutgeschwindigkeit während derselben 321.

Tachometer 321.
Talgdrüsen 374.
Tastkörperchen 510.
Tastsinn 510.
Taurocholsäure 29.
Temperatur, ihr Einfluss auf die Erregbarkeit 581.
Temperaturempfindungen 512.
Temperaturmessung 410.
Tetanus 448.
Tetanus, secundärer 487
Theilung, Fortpflanzung durch 139
Thermische Reizung 463.
Thierstöcke 141.
Thierzelle 15.
Thymus 328
Tiefenvorstellung 608.
Todtenstarre 431.
Tonscala 620.
Tonus 448.
Tonus des Blasensphincters 394.
Transsudate 368.
Traubenzucker 25.
— — in der Leber 330.
— — im Harn 379.
Trommelfell 611.
Tüpfelcanal 14.

Uebergangswiderstand 296.
Ulnargelenk 631.
Unorganische Bestandtheile der Pflanzen- und Thierzelle 30.
Unterschiedsschwelle 404.
Urin s. Harn.
Urochrom 379.
Uroerythrin 379.
Urohämatin 379.
Uroxanthin 379.
Urzeugung 151.
Uvea 519.

Vagus, als Herznerv 287.
— —, als Athmungsnerv 347.
Varolsbrücke 606
Venöses Blut 322.
Verdauung 162.
Verdünnungs- (und Verdichtungs-) Wellen 615.
Vereinigungspunkte, conjugirte 524.
Verhältnissconstante 404.

Verlängertes Mark 651, 666.
Verwesung 90.
Visceralbogen 696.
Visirebene 534.
Visirlinie 534.
Vocale 647.
Volum des Athmens 345.
Vorbereitungszeit der Erregung 479.
Vorderstränge des Rückenmarks 650.
Vorhof 612.
Vorkeim 150.
Vorstellung 507.

Wachsarten 25.
Wachsthumsproducte, Fortpflanzung durch 138.
Wahrnehmung 507.
Wärme als Reiz 464.
Wärmebildung 127, 408.
Wärmeempfindungen 512.
Wärmeentwicklung der Muskeln bei ihrer Thätigkeit 490.
Wärmeentwicklung der Zelle 102.
Warmblütige Thiere 132.
Wassergehalt des Harns 387.
Weber'sches Gesetz 504.
Wechselwarme Thiere 132.
Wechselwirkung der Kräfte im Pflanzen- und Thierkörper 124.
Wehen 691.
Weitsichtigkeit 537.
Wellenbewegung in elast. Röhren 298.
Wettstreit der Sehfelder 606.
Widerstand, secundärer 443.
Widerstandshöhe in Gefässen 296.
Winterschlaf 133.
Wolff'sche Körper 697.

Zähne 43.
Zapfen der Netzhaut 520.
Zelle 10.
Zellengenese 103.
Zellengewebe, pflanzliches 34.
Zellsaft 14.
Zerstreuungsbild 535.
Zerstreuungskreis 536.
Zeugungsorgane 692.
Zonula Zinnii 520.
Zotten 219.
— —, Contractilit ders. 226.
Zucker 25.
— —, Aufsaugung desselben 227.
— — im Harn 379.
Zuckung, secundäre vom Nerven aus 446.
—, — vom Muskel aus 487.
—, paradoxe 446.
— ohne Metalle 446.
Zuckungsgesetz 453, 479.
Zuckungsgesetz beim Absterben 483.
Züchtung, natürliche 154.
Zugrichtung der Muskeln 635.
Zunge als Geschmacksorgan 628.
Zungenpfeifen 643.
Zusammensetzung der Materie im Allg. 9.
— — der Organismen 9
Zwischenrippenmuskeln, ihre Function 341.

Autoren-Register.

Ackermann 412.
Adrian 75, 191.
Aeby 468.
Afanasieff 481.
Agassiz 156.
Altermann 292.
Andral 359.
Andrejevic 201.
Anselmino 374.
Arnold, F. 211, 282, 345, 349, 655.
Arnold, J. 328, 337, 420 f.
Arnold, W. 658.
Arnsperger 351.
Asp 708.
Aubert 505, 512, 541, 551, 571, 575.
Auerbach 176, 415, 464, 666.

v. Bär 149, 695.
v. Bärensprung 410.
Bäumler 343.
Baierlacher 483.
Balbiani 140.
Barral 396.
Barry 620, 626, 683, 689.
Bartels 384.
Baxt 471.
Beale 201, 420, 426.
Beaumont 175, 191, 194.
Becher 186, 353, 357, 359, 362.
v. Becker 227.
Béclard 327, 490.
Bell 656.
Becquerel 270, 370, 490.
Beigel 407.
Bérard 206.
Berkley 509.
Bernard 175, 183, 189, 191, 205 f., 226, 229, 266, 286, 290, 315, 331 f., 393, 409, 412, 453, 481, 648, 678.
Bernstein 289, 485 f.
Berthelot 85, 412, 414.
Berthollet 366.
Berzelius 215.
Beutner 303.
v. Bezold 288 f., 312, 314 f., 455, 475, 482, 484, 485, 658, 707.
v. Bibra 166.
Bidder 182, 188, 189 f., 194, 205, 210, 239, 244, 381, 403, 421, 453, 679.
Billroth 43, 325, 491.
Bischoff 215, 275, 381, 383, 396, 683, 695.
Blondlot 183, 191, 199.
Bobrik 286.
Böttcher 249, 614.
du Bois-Reymond 59, 429, 435 f., 452, 461, 487 f., 493, 630.
Borelli 639.
Bouguer 570.
Boussingault 396.
Bowman 377, 393.
Brachet 169, 349.
Breschet 490.
Brewster 529.
Broca 670.
Brodie 213.
Brondgeest 289.
Brown-Séquard 328, 432, 657 f.

Bruch 229.
Brücke 12, 57, 78, 93, 96 f., 192, 194, 196 f., 209, 220, 222, 224 f., 226, 228, 241, 266 f., 285, 331, 379, 380, 424 f., 428, 431, 562, 575 f., 578, 601, 649.
Brunner 305.
Buchheim 75, 230.
Budge 178, 290, 316, 343, 349, 484, 544, 679, 692.
Bunsen 91.
Burdach 85.
Busch 204.
Buys-Ballot 345.

Caliburces 177.
Castell 286.
Chauveau 284, 658.
Chossat 405, 410.
Clausius 91, 127.
Cloëtta 48, 70.
Cohn 97.
Cohn 489.
Cohnheim 187, 205.
Colberg 338, 395.
Colin 206, 409.
Cooper 267.
Corti 613.
Corvisart 208.
Coste 147.
Courvoisier 420.
Cramer 543 f.
Cyon E. 286, 315 707.
Cyon, M. 707.
Czermak 173, 513, 645.

Danilewsky 205.
Darwin 144, 153 f.
David 334.
Davy 355
van Deen 658.
Deiters 420, 614, 651 f.
Delafond 226
Deschamps 233.
Despretz 133, 134.
Diakonow 710
Dogiel 321, 514.
Dohmen 349.
Doncan 553.
Donders 19, 175, 224, 228, 243, 280 f., 310 f., 342, 345 f., 393, 493, 538, 550, 555, 562, 579, 581, 648, 675.
Donné 371.
Dove 572, 605 f.
Draper 382.
Dujardin 12.
Dumas 271, 688.
v. Dusch 232.
Dutrochet 130.
Dybkowsky 244.
Dzondi 173.

Eberle 198.
Eberth 337.
Ecker 325, 627.
Eckhard 65, 66 f., 186, 349, 371, 464, 690
Edenhuizen 365.
Ehrenberg 152.
Einbrodt 312.
Emmert 232
Engelmann 98, 425.
Erb 249, 417.
Ernst 225.
Eulenburg 417.

Fabius 345.
Faivre 303, 312.
Faraday 59, 112.
Favre 373.
Fechner 504 f., 512, 569, 575, 578.
Fernet 258.
Fick, A. 75, 79, 408, 452, 457 f., 471, 480, 491, 512, 549, 586, 591, 636.
Figuier 271.
Fizeau 561.
Fleitmann 215.
Flourens 545, 671.
Förster 556.
Frankland 408, 413.
Frémy 428.
Frerichs 193, 202, 204, 209, 214, 328, 382, 405.
Fresnel 14.
Frey 223 f.
Friedleben 328.
Fröhlich 292, 410
Funke 63, 214, 221, 228, 229, 250, 327, 373, 496, 597.

Gärtner 144.
Garcia 645.
Gavarret 133, 359.
Genth 379, 384.
Geoffroy St.-Hilaire 145, 156.
Gerhard 22.
Gerlach 201, 324, 364, 651.
Gerstner 58.
Gianuzzi 180.
Mac Gillaory 231.
Gluge 280.
Gmelin 191, 213, 232, 235, 237.
Gobley 165.
Goll 389, 392.
Goltz 289, 315 f., 666
v. Gorup-Besanez 209, 328.
Gräfe 314 f.
v. Gräfe 332, 596.
Graham 48, 65, 68, 71.
Grandeau 286.
Gray 325.
Grohe 236, 430, 683.
Grouven 396.
Gruby 226.
Grünhagen 59, 547.

Häckel 12, 156, 426.
Hales 306.
Hall, Marshall 663.
Haller 2, 342, 453.
Hallier 92.
Hallwachs 208, 386.
Hamberger 342.
Hankel, W. 59, 607, 675.
Harless 464, 481, 498.
Harley 328, 379.
Harting 272.
Harzer 75.
Hasse 327.
Hecker 686.
Heidenhain 98, 211, 221, 222, 224, 276, 289, 323, 395, 455, 463, 477, 484, 490 f., 493, 508, 707.
Heller 379.
Helmholtz 127, 131, 152, 265, 298, 417, 443, 460, 467 f., 495, 527 f., 535, 540, 543 f., 548, 551, 555, 559, 565 f, 571, 579, 586, 596, 599, 608, 617, 623 f., 642 f.
Henke 172, 497, 633.
Henle 232, 290, 328, 335, 338, 377, 511, 674.
Henneberg 216, 358, 366, 396, 402.
Hensen 332, 546, 569.
Herbert 509, 595.
Hering 319 f.
Hering. E. 592, 605 f.
Hermann, L. 256, 355, 494, 498.
Hermann, M. 387, 392, 429.
Herzen 663.
Heynsius 382.
Hirn 417.
Hirsch 471, 675.
Hirt 273, 335
His 256.
Hofacker 146.
Hofmeister 15, 93, 98.
Hoffmann 65, 152.
Holmgren 361, 489.
Hoppe 22, 24, 26, 57, 63, 71, 85, 189, 251, 252, 254, 255, 270, 274, 368, 370, 379, 383, 427, 429, 710.
Horn 629.
Horsford 166, 382.
Hutschinson 339, 340, 344 f.
Hyrtl 285.

Jaager 675.
Jacobson 285, 297, 305, 306, 312, 416.
Inzani 629.
Jolly 64.
Jolly jun. 379, 384.
Joule 127.

Kammler 512.
Kaupp 381, 387.
Keber 689.
Keferstein 208.
Kemmerich 312.
Keppler 509, 545, 551.
Kilian 692.
Kiwisch 282 f.
Klebs 249, 423.
Kletzinsky 233.
Knapp 527.
Knight 145.
Knop 84.
Knorz 497.

Kobelt 690.
Kölliker 43, 186, 189, 210, 221, 222, 224, 226, 241, 245, 324, 375, 511, 655, 683, 690.
Köhler 710.
Kohlrausch 471, 527.
Kohlschütter 676.
Krause, C. 280, 529,
Krause, W., 239, 243, 424, 522, 530.
Kroker 166.
Kronecker 497.
Kühne 85, 97, 257, 269, 380, 386, 426, 429, 444, 451.
Kürschner 282.
Küthe 382.
Kunde 329.
Kupffer 177, 421.
Kussmaul, 668, 689, 706.

Lamansky 457 f.
Lamark 156.
Lambert 568.
Landois 281.
Landré 416.
Langer 633.
Lassaigne 381.
Lavoisier 365.
Leber 498.
Legallois 366.
Lehmann, C. G., 192, 199, 227, 229, 236, 257, 271, 275, 323, 333 f., 375, 379, 381, 383, 437.
Lehmann, J., 233.
Lent 450.
Lenz 319, 321.
Letzerich 221.
Leukart 96, 133 f., 149, 683, 689.
Leyden 286, 491, 670.
Leydig 220, 222.
Lichtenfels 292, 410.
Lieberkühn 22, 96.
Liebermeister 411, 413 f.
Liebig, J., 31, 48, 84, 86, 91, 112, 114, 131, 166, 167, 230, 378, 384, 386, 435.
Liebig, G., 409, 496.
Liebreich 23, 24, 496.
Limpricht 429.
Lissajou 573.
Lister 177, 266, 268.
Listing 532 f., 540, 553, 584.
Locke 508.
Löbell 392.
Longet 169, 629, 646.
Lortet 321.
Lossen 353, 359.
Lotze 509, 515, 595, 665.
Lovén 315, 690.
Lucae 617.
Ludwig 48, 65, 73, 173, 177, 183, 186, 205, 220, 224, 232, 240, 243, 244, 261, 279,, 297, 303 f., 312, 320, 342, 358, 376, 389 f., 409, 494, 496.
Ludwig G, 327, 339.
Luschka 338.
Lussana 629, 671.
Luys 671.

Mach 309, 620, 676.
Magendie 175, 232, 283, 450, 558, 657, 670 f.
Magnus 261.
Malaguti 145.
Malpighi 224, 377.
Mansvelt 493.
Marchand 366.
Marey 284, 309.
Marfels 228.
Margo 426.
Mariotte 555.
Matteucci 439, 496.
Matthiessen 548.
Mauthner 423.
Maxwell 567.
Mayer, J. R., 126, 131.
Mayo 517.
Meckel, H., 149.
Meckel, J., 655.
Merkel 646.
Meissner 59, 91, 176, 195 f., 207, 333, 379, 383 f., 386, 429, 488 f., 511, 515, 586, 689.
Meyer, A. B., 457, 480.
Meyer, H., 578, 610, 639.
Meyer, L., 261 f.
Meyerstein 490.
Meynert 655, 670.
Mialhe 187.
Mogk 308.

v. Mohl 11, 15, 97.
Moleschott 165, 167, 228, 272, 290, 329, 337.
Moos 332.
Moser 166.
Moser 535.
Mosler 335.
Müller, J., 2, 271, 377, 508, 604, 617, 645, 657, 689.
Müller, H., 41, 185, 210, 241, 522, 554, 556.
Müller, W., 324, 349, 355, 359, 362, 428.
Mulder 19, 22, 112.
Munk, Ph., 286.
Munk, H., 444, 383 f.

Nägeli 57.
Nasse, H., 147, 191, 211, 245, 329.
Nasse, O., 175, 176.
Nawrocki 430.
Neubauer 379, 382.
Neubert 687.
Neufeld 292.
Neumann 483.
Newport 688 f.
Nobili 439, 455.
Noll 224, 248.

Obernier 412.
Ogsten 166.
Oppler 383, 430.
Overbeck 380.

Pacini 511.
Pander 694.
Panizza 657.
Panum 252, 276, 605.
Parisot 233.
Paschutin 660.
Pasteur 84, 152.
Pavy 331.
Payen 166.
Pettenkofer 358, 365 f., 397 f.
Pflüger 96, 176, 180, 257 f., 290, 314, 452, 454 f., 467, 475 f., 502, 665, 683, 705, 709.
Philipeaux 467.
Picard 323.
Piotrowsky 298, 429.
Planer 195, 216, 380.
Plateau 551, 573.
Playfair 167.
Ploss 145.
Poiseuille 298, 306.
Pokrowsky 257, 261.
Poleck 166.
Politzer 617.
Pouchet 152.
Pouillet 130.
Preyer 248, 254, 258, 432.
Pringsheim 15, 140.
Prout 192, 357.
Purkinje 101, 553, 559, 567.
Pury 273.

Quetelet 147, 339.

Rach 349.
Radziejewsky 85.
Rameaux 291.
Ranke, H., 384.
Ranke, J., 357, 396, 493 f.
Ravitsch 178.
Réaumur 191.
Recklinghausen 96, 222, 249, 586.
Rees 562.
Regnauld, J., 416.
Regnault 355, 364, 397.
Reichert 12, 17, 41, 105.
Reinsen 389.
Reiset 355, 364. 397.
Remak 105, 337, 422, 695.
Renzi 671.
Richardson 268.
Riederer 386.
Ritter 455, 483, 559.
Ritter 333.
Robertson 547.
Rochleder 169.
Rodier 273.
Röhrig 286.
Rollet 248.
Romberg 349.
Rose, E., 565.
Rosenthal, E., 380.
Rosenthal, J., 59, 292, 348, 477, 484.

Rosenthal, M., 233.
Ruge 216.

Sacharjin 270, 272, 274.
Sachs 53, 84, 115.
Sadler 146.
Samuel 450.
Sanders 659.
Sarokin 430, 193
Saussure 112.
Schafhäutl 505
Scharling 358 f., 364.
Scheiner 538.
Schelske 288, 465, 471, 567.
Scherer 270, 328, 368, 371, 381.
Schiff 175, 176 f., 193, 206, 288 f., 313, 327, 332 f., 335, 349, 351, 450, 464, 629, 657 f., 668, 670 f., 680, 691.
Schirmer 629.
Schmid 229.
Schmidt, A., 21, 252, 257, 260, 263 f., 266 f., 274, 368, 484.
Schmidt, C., 182, 188, 189 f., 194, 198, 205, 210, 236 f., 240, 251, 270, 274, 333 f., 368, 381, 383, 403 f., 410.
Schmidt, W., 63, 69.
Schöffer 258 f., 274, 322.
Schönbein 91, 112, 249.
Schopenhauer 503.
Schottin 374
Schrader 333
Schröder van der Kolk 174, 655, 667.
Schrön 683.
Schuchardt 405.
Schultze, M., 12, 17, 59, 98, 248, 425, 521, 556, 568, 613, 627.
Schumacher 66
Schunck 379.
Schwann 11, 105, 152, 183, 198, 211.
Schwarz 706.
Schwarzenberg 177.
Schweigger-Seidel 244.
Schwendner 57.
Sczelkow 262, 358, 494, 496.
Sédillot 169.
Séguin 365, 575.
Senff 527.
Setschenow 261 f., 660 f.
Shepard 386.
Sibson 340, 342.
v. Siebold 143.
Silbermann 134.
Simon 407.
Sims 688.
Smith, E., 356, 360.
Spallanzani 688.
Speck 407.
Spiegelberg 683, 692.
Spiess 186.
Ssubotin 372, 481.
Städeler 328, 379.
Stammer 166.
Stannius 232, 286.
Stefan 397, 362.
Stenstrup 141.
Stilling 423, 668.
Stockvis 380.
Stölzel 166.
Stohmann 84, 216, 396, 402.
Stokes 255.
Teichmannn 222, 225.
Tenner 668.
Thiry 202 f., 268, 289, 314, 348. 490.
Thomson, A., 149, 695.
Thomson, W., 127.
Thompson 387.
Thudichum 379.
Thury 147.
Tiedemann 191, 213, 232, 235.
Tomsa 240, 243.
Traube, L., 289, 292, 314, 342, 348, 415.
Traube, M., 91.
Tscherinoff 331.
Türk 660.

Valentin 57, 101, 133, 275, 280, 346. 355, 356, 358, 365, 496, 498, 628, 629, 692.
Valli 483.
Vater 511.
Vernois 370.
Vierordt 271, 280, 309, 319 f., 339, 345, 352 f., 357, 363, 676.
Virchow 17, 21, 41, 101, 105, 222, 232, 269, 273, 314, 327, 427.
v. Vivenot 312, 355, 416.
Völckers 546.

Vogel, J. 368, 378.
Vogt, C., 138.
Voit 85, 132, 167, 169, 211, 215, 358, 365 f., 381 f., 384, 386, 396 f.
Volkmann 52, 280, 291, 295, 308, 319 f., 349, 492, 498, 513, 535, 550 f., 570, 597, 608, 665, 679.
Volta 455.
Vulpian 467, 658, 668.

Wagner, R., 290, 325, 421, 511, 655.
Waller 544, 679.
Walther 412.
Wappäus 145.
Way 166.
Wasmann 189, 198
Weber 219.
Weber, E. H., 202, 289, 301, 305, 319 f., 504 f., 511 f, 555, 596.
Weber, Ed., 52, 275, 289, 492, 497, 617, 626, 636, 639.
Weber, O., 415.
Weber, Th., 516.
Weber, W., 52, 301, 639, 643
Weinmann 205.
Weismann 426, 683.
Weiss 239, 242, 244.
Welker 270 f., 275, 551.
Wertheim 50, 52, 295.
Weyrich 313, 352, 364.
Wheatstone 604.
Wiedemann 73.
Wild 173.
Wildenstein 166.
Williams 283.
Wislicenus 408.
Wiss 323.
v. Wistinghausen 213, 228.
v. Wittich 71, 77, 231, 285, 349, 393, 395, 465, 597.
Wöhler 19, 381, 385, 388.
Wunderli 512.
Wunderlich 491.
Wundt 52, 104, 291, 295, 351, 380, 388, 432, 450, 452 f., 467, 471, 476 f, 478, 484, 492, 499, 502, 505f., 513 f., 547, 586, 591 f., 595, 609 f., 666, 675 f.

Young, Th. 565 f.

Zalesky 383, 385.
Zander 232.
Zawarykin 377, 392.
Zenker 338, 568.

Druckfehler.

Seite 167	Zeile 20	von unten	statt	292	lies 20,2.
„ 175	„ 30	„ oben	„	Stromschleissen	lies Stromschleifen.
„ 182	„ 10	„ „	„	diesem	lies diesen.
„ 248	„ 28	„ „	„	äusserer	lies mässiger.
„ 249	„ 3	„ unten	„	gesch.	lies path.
„ 254	„ 9	„ „	„	Cubm.	lies Cub.-Cm.
„ 263	„ 18	„ „	„	nimmt zu	lies nimmt ab.
„ „	„ 17	„ „	„	ab	lies zu.
„ 359	„ 4	„ „	„	Viot	lies Voit.
„ 381	„ 19	„ „	„	erheblichen Einfluss	lies keinen erheblichen Einfluss.
„ 397	„ 6	„ „	„	+	lies —
„ „	„ 8	„ „	„	—	lies +
„ 443	„ 1	„ „	„	Bd. 85	lies Bd. 89.
„ 482	„ 6	„ „	„	noch	lies nach.
„ 482	„ 20	„ „	„	elimiriren	lies eliminiren.
„ 578	„ 20	„ oben	„	Grau	lies Grün.

Bayerische StaatsBibliothek

Münchener DigitalisierungsZentrum Digitale Bibliothek

Wundt, Wilhelm,

Lehrbuch der Physiologie des Menschen

Erlangen 1868

Anat. 474 qh
urn:nbn:de:bvb:12-bsb10369806-9